UNTERSUCHUNGEN ZUR LAICHWANDERUNG DER EINHEIMISCHEN ERDKRÖTE *Bufo bufo* L.

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Helmut Kleinsteuber
aus Göttingen

Göttingen 1964

Fotodruck: ANDREAS FUNKE, Offsetdruck
34 Göttingen . Wendenstraße 5b

UNTERSUCHUNGEN ZUR LAICHWANDERUNG DER EINHEIMISCHEN ERDKRÖTE *Bufo bufo* L.

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Helmut Kleinsteuber
aus Göttingen

Göttingen 1964

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7

Referent: Prof. Dr. G. Birukow
Korreferent: Prof. Dr. P. Ax

Tag der mündlichen Prüfung: 13.11.1964

Inhalt

Einleitung

Hauptteil

I Das Versuchsgelände

II Die Laichzeiten in den Frühjahren 1961-64

a) 1961
b) 1962
c) 1963
d) 1964

III Versuche und Befunde zur Richtungsorientierung der Erdkröte

1) Versuche Frühjahr 1961

2) Versuche Frühjahr 1962-63
a) Die Versuchsapparatur
b) Versuchsverlauf
c) Die Befunde

3) Versuche Frühjahr 1964
a) Durchführung
b) Die Befunde
c) Erörterung der Befunde

4) Richtungsorientierung laichwandernder Erdkröten unter freiem Himmel

5) Versuche zur chemotaktischen Orientierung der laichwandernden Erdkröten
a) Versuche im Windkanal
b) Freilandversuche

IV Die Laichwanderungen der Erdkröte in Abhängigkeit von klimatologischen Faktoren und ihre tageszeitliche Aktivität

1) Einfluß der Bodentemperatur auf den Beginn der Laichwanderungen

2) Die Tagesperiodische Aktivität der Erdkröte während der frühjährlichen Laichperiode
a) Methode der Registrierung
b) Die Befunde

3) Die tagesperiodische Aktivität in konstanten Laboratoriumsbedingungen
a) Sommertiere
b) Laichwanderungstiere

Diskussion

Zusammenfassung

Literaturverzeichnis

Abbildungen

Einleitung

Die Verhaltensweisen unserer einheimischen Erdkröten Bufo bufo L. während ihrer frühjährlichen Laichperiode sind von verschiedenen Autoren (JUNGFER, 1943; EIBL-EIBESFELD, 1950; HEUSSER, 1956-64) beschrieben worden. JUNGFER wies erstmalig auf die erstaunliche Ortstreue der Erdkröte bei der Wahl ihres Laichplatzes hin und zeigte, daß markierte und verfrachtete Tiere auch aus größerer Entfernung zu ihrem Platz zurückkehren. HEUSSER führte diese Verfrachtungsversuche unter den verschiedensten Gesichtspunkten fort. Seine Beobachtungen und Befunde lassen erkennen, daß die Kröte während ihrer Laichwanderphase zielgerichtet auf ihren Laichplatz zuwandert, und daß sie an diesen "ihren" Platz gebunden ist. In jedem Frühjahr kehrt sie zu diesem Platz zurück, um sich hier zu verpaaren und abzulaichen. HEUSSER (1958a; 1964) erkannte sehr deutlich, daß sie nicht ein beliebiges Laichgewässer aufsucht, sondern einen Laichplatz, auf dessen geographischen Ort sie wohl während ihrer Individualentwicklung geprägt worden war. Auch extreme Veränderungen, Trockenlegungen und Bebauungen dieser Laichgewässer hindern die Kröte nicht, zu Beginn ihrer Laichphase den angestammten Platz aufzusuchen.

Hier stellt sich nun die Frage, nach welchen Richtungsfaktoren sich die Erdkröte auf ihren Wanderungen orientiert. Wie die Verfrachtungsversuche von JUNGFER und HEUSSER zeigen, können weder der Gesichtssinn (unmittelbares Sehen des Laichplatzes) oder eine Landschaftskenntnis, noch akustische, hydrotaktische oder geotaktische Reize als mögliche richtungsweisende Faktoren in Frage kommen. Obgleich sich die chemischen Reize im Freilandversuch schwer ausschalten lassen, dürfte ihre orientierende Wirkung nur von untergeordneter Bedeutung sein, da sie zu sehr von Witterung und Wind abhängig sind. (Vergl. HEUSSER, 1958a; 1964) Eine Sonnenkompaßorientierung, wie sie FERGUSON (1962 für Amphi-

bien annimmt, kommt für die nächtlich wandernde Erdkröte nicht in Betracht, ebensowenig eine stellare Orientierung (FERGUSON 1963), da die Tiere auch bei bedecktem Himmel und dichtestem Unterholz wandern (Vergl. HEUSSER 1964).

Welcher Orientierungsweise bedient sich nun die Erdkröte auf den Wanderungen zu ihren Laichplätzen? JUNGFER (1954) sagt, daß die Tiere über eine Ortskenntnis verfügen müssen, "von der wir uns noch keine Vorstellung machen können". HEUSSER (1958a) spricht von einem "unbedingten Richtungssinn", betont aber ausdrücklich, daß dies kein Erklärungswert, sondern nur eine Arbeitshypothese sei. Ich möchte diesen Begriff nicht übernehmen und stattdessen von einer "Fernorientierung nach bisher unbekannten Faktoren" sprechen.

Wie weit diese "Fernorientierung" im Tierreich verbreitet ist und welchen Tiergruppen sie zukommt, ist noch unklar, doch konnte sie bei Wirbeltieren schon mehrmals nachgewiesen werden. Fledermäuse kehren bei Verfrachtung in ihre Heimatquartiere zurück (EISENTRAUT 1944); Mäuse laufen im Labyrinth bevorzugt in ihre Heimatrichtung (NEUHAUS 1949, 1950; VOGELBERG u. KRÜGER 1951; BOVET 1960,1962;LINDENLAUB 1960). Jungmöven versuchen in geschlossenen Räumen in der Richtung ihrer Nistplätze auszubrechen (PRECHT 1956; GERDES 1962). Erstaunliche Heimkehrleistungen von Hunden und Katzen sind seit langem bekannt, für Katzen konnte diese Fähigkeit experimentell nachgewiesen werden (PRECHT u. LINDENLAUB 1954). Obwohl Vögel sich auch nach dem tageszeitlichen Stand der Sonne und nach den Sternen orientieren können (Zusammenfassung KRAMER 1957), so reichen diese Orientierungsmöglichkeiten nicht dazu aus, um eine verfrachtete Brieftaube wieder zu ihrem Heimatschlag zurückzuführen. Entweder muß ihr die geographische Lage ihres neuen Standortes relativ zum Heimatschlag bekannt sein, oder sie muß aus der Sonnenbahn ihren neuen Standort bestimmen können; nur dann ist eine "Karte-Kompaß-Orientierung" im Sinne KRAMERS (1953) möglich.

Bei meinen Untersuchungen zur Orientierung der Erdkröte Bufo bufo L. auf ihren Laichwanderungen in den Frühjahren 1961-64 ging ich von der Frage aus, ob Kröten in der Lage sind, unter Laborbedingungen und unter Ausschluß aller bekannten Orientierungsfaktoren die Richtung zu dem von ihnen angestrebten Laichplatz beizubehalten.

Zum Verständnis der Verhaltensweisen laichwandernder Kröten ist es notwendig, den Einfluß von Klimafaktoren, vor allem der Temperatur, auf den Beginn der Wanderphase, die Stärke des Wandertriebes und die tageszeitliche Aktivität zu kennen. Sehr spezifische "Aufweckfaktoren" sind nötig, damit die Tiere einer Laichplatzpopulation gleichzeitig aus der Winterstarre erwachen und die Wanderung beginnen. Bei einigermaßen normalen Witterungsverhältnissen hat der größte Teil der Tiere einer Population ihren Laichplatz innerhalb weniger Tage erreicht. Die Wanderphase der Kröten einer Laichplatzpopulation ist, wie JUNGFER (1943) zeigte, sehr stark an die herrschenden Temperaturen gebunden, doch glaubt HEUSSER (1960), daß die populationszugehörigen Kröten "kalenderartig" geprägt sind und in einer ganz bestimmten sensiblen Periode wandern müssen. Innerhalb dieser Zeit ist eine Anpassung an herrschende Witterungsverhältnisse möglich.

Neben der Orientierung auf den Laichwanderungen wurden in der vorliegenden Arbeit auch die klimatischen Verhältnisse vor und während der frühjährlichen Laichphase sowie die tagesperiodischen Aktivitäten einzelner Tiere in dieser Zeit berücksichtigt.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. G. Birukow danke ich für die Überlassung dieses Themas und seiner regen Anteilnahme am Fortgang meiner Untersuchungen.

Hauptteil

I. Das Versuchsgelände

Nördlich von Göttingen liegt im Leinegraben auf einem Keuperrücken der LIETH, ein sich in N-S Richtung erstreckendes 3 km langes und ca. 1 km breites Waldstück, 17o-18o m über N.N; es steigt nach Osten leicht an. Der Eichen-Buchenhochwald mit Weiden, Birken, Erlen und einigen Fichtenschlägen hat zum Teil ein sehr dichtes Unterholz. In diesem Waldgebiet liegen die Trümmer von 17o im Jahre 1946 gesprenten Bunkern und Gebäude einer ehemaligen Munitionsfabrik. Das umfangreiche Straßensystem ist stark überwuchert, nur vereinzelte Wege dienen heute noch als Forstwirtschaftswege.

In der Mitte dieses Waldes (Abb. 1) liegen zwei kleine Teiche, westlich der "Ententeich" + (ca. 6ooo m^2) und 2oo m östlich davon ein gesprengtes Schwimmbecken, der "Badeteich" + (ca. 25oo m^2); 5oo m südlich befindet sich ein kleiner Feuerlöschteich, 1ooo m nördlich der Teiche sind einige alte mit Wasser gefüllte Sprengtrichter. Ein kleiner Bach entwässert das Gebiet nach SW. Die Teiche selbst haben keine Zu- und Abflüsse, nur bei starker Schneeschmelze und sehr hohem Wasserstand fließt Wasser durch kleine Gräben ab.

Der LIETH ist ein gutes Amphibien-Biotop, da der anstehende Rhät-Keuper relativ stark wasserundurchlässig und der Waldboden auch im Sommer immer gut feucht ist. So ist hier die Erdkröte Bufo bufo L. häufig anzutreffen, weniger oft der Grasfrosch Rana temporaria L., mehrere Triturus-Arten, die Geburtshelferkröte Alytes obstetricans Laurenti, der Laubfrosch Hyla arborea L. und der Feuersalamander Salamandra salamandra L., die fast alle die beiden großen Teiche zum Ablaichen aufsuchen.

+ Die Namengebung stammt von mir; kartographische Bezeichnungen der Teiche scheint es nicht zu geben.

Die Gewässer sind von hohen Laubbäumen dicht umstanden. In den letzten 15 Jahren sind sie weitgehend unberührt geblieben. An den flachen Stellen haben sich Schilf-und Seggenzonen gebildet, an den steileren Ufern wachsen Erlen-, Hasel- und Weidenbüsche bis weit in die Teiche hinein. Während des frühjährlichen Hochwassers, der Laichzeit der Erdkröte, stehen sie bis über 50 cm tief im Wasser und bilden zusammen mit den Schilfzonen für die Erdkröte ein ideales Areal zur Laichablage (Vergl. HEUSSER 1956;1961). Beim "Ententeich" sind dies vor allem die Verlandungszonen im NO und die Uferregion im SO des Teiches, beim "Badeteich" überwiegend die mit Büschen bewachsenen südlichen und westlichen sowie eine flache Zone am östlichen Ufer. Die weniger bewachsenen Ufer sind die "Versammlungsplätze" der anfangs noch nicht paarungsbereiten Weibchen und der vielen überzähligen Männchen.

Bedingt durch die langgestreckte Form des LIETH-Waldes, der an den Teichen ca. 700 m breit ist, wandern die Kröten hauptsächlich aus nördlicher und südlicher Richtung zu den Teichen an. Diese Wanderungen lassen sich sehr gut beobachten, da in der näheren Umgebung der Teiche die Wege nur wenig bewachsen sind und die Kröten diese Straßen bevorzugen. Es bilden sich hier regelrechte "Zugstraßen" wandernder Erdkröten (Vergl. HEUSSER 1964). So ziehen sie in großen Scharen von Süden her auf dem breiten N-S Weg zum "Badeteich",während in dem Wald nebenan bedeutend weniger Tiere zu finden sind. Auf der Höhe des Teiches verlassen sie dann den Weg und suchen das Gewässer direkt auf. Hier konnte ich jedoch wiederholt beobachten, daß einzelne Tiere den nur wenige Meter entfernten Teich nicht beachteten und weiterliefen. An der Wegkreuzung bogen sie dann nach links ab und wanderten auf dem Verbindungsweg hinüber zum anderen Teich.
In Abb. 1 sind die Hauptwanderrichtungen zu den Laichplätzen mit Pfeilen eingezeichnet.

Es darf angenommen werden, daß der gesamte LIETH-Wald zum Einzugsbereich dieser beiden Laichplätze gehört (ca. 1500 m im Umkreis), da in der näheren Umgebung weitere als Laichplatz geeignete Gewässer fehlen. In dem Feuerlöschteich laichen keine Erdkröten ab. Eine räumliche Aufteilung des gesamten Gebietes auf die beiden Laichplätze besteht nicht, denn offensichtlich können Tiere beider Laichplatzpopulationen ihre Winterquartiere in demselben Biotop haben.

II. Die Laichzeiten in den Frühjahren 1961-64

Bei normalem Witterungsverlauf im Frühjahr beginnen die Laichwanderungen der Erdkröte Mitte März/Anfang April und können bis weit in den April hineinreichen. Regional können jedoch größere zeitliche Abweichungen auftreten. So gibt HECHT (1930) den Beginn der Laichzeit für den Raum Berlin für Ende März/Anfang April, für den Maingau aber Anfang März an. Im Churer Rheintal beginnt die Laichzeit der Erdkröte Mitte März, bei Zürich erst Ende März (HEUSSER 1958a;1960). Jedoch können in verschiedenen Jahren die Daten einer Leichplatzpopulation sehr von einander differieren. JUNGFER (1943) fand am Teufelssee bei Potsdam 1938 die ersten Kröten am 20. März, 1940 aber erst am 17. April. Diese zeitlichen Verschiebungen sind sicher auf unterschiedlich kalte Winter und die Witterungsverhältnisse in den einzelnen Frühjahren zurückzuführen.

Bei den Krötenpopulationen im LIETH begannen die Laichwanderungen in den beobachteten Jahren sehr unterschiedlich. Abb. 2 zeigt im Blockdiagramm den Verlauf und die Stärke der Laichwanderungen zusammen mit dem Verlauf der mittleren Tagestemperaturen in den untersuchten Frühjahren.

a) 1961

Das Frühjahr begann außergewöhnlich zeitig. Einer frühen

Schneeschmelze Mitte Februar folgte ein sehr warmer Märzbeginn. Durch Zufall fand ich schon am 9.3. die ersten wandernden Erdkröten, am 1o./11.3. war die Anwanderung schon im vollen Gange. Binnen weniger Tage war die gesamte Population an den Leichplätzen versammelt. Nach dem 17.3. fand ich keine anwandernden Tiere mehr. Während dieser Zeit war das Wetter außergewöhnlich mild, über Nacht kühlte es nur schwach ab. Die Tiere leichten in den Teichen relativ schnell ab, bereits am 17.3. verließen die ersten abgelaichten Weibchen das Wasser und wanderten davon. Nach dem 26.3. hielten sich nur noch vereinzelte Kröten-Männchen im Teich auf. Die Laichzeit war beendet. Die Wanderphase hatte 9 Tage, die ganze Laichzeit 18 Tage gedauert.

b) 1962

In diesem Jahre lagen die Verhältnisse grundlegend anders. Noch Ende März trugen die Teiche eine Eisdecke, in den Gräben und an Schattenhängen lagen Schneereste. Nach einigen warmen Regentagen wanderten am 31.3. die ersten Kröten, am 3.4. erfolgte der erste große Schub. Danach unterbrach eine Kälteperiode die Wanderungen. Mit kurzen Unterbrechungen blieben die Nächte kühl, am Boden sanken die Temperaturen oft in die Nähe des Gefrierpunktes. Die Kröten wanderten nur wenig, oft fand ich keine Tiere außerhalb des Wassers. So erstreckte sich diese Laichzeit über einen größeren Zeitraum, noch nach über drei Wochen, am 25.4. wanderten die letzten Tiere zu den Teichen. Da aber die Wassertemperatur in dieser Zeit nicht unter 7° C fiel, laichten die Kröten in den Teichen trotzdem ab, bereits am 15.4. verließen die ersten abgelaichten Weibchendas Wasser. Die Wanderphase dieser Laichzeit dauerte 25 Tage, die ganze Laichzeit 3o Tage.

C) 1963

Nach dem außergewöhnlich strengen Winter 1962/63 war nicht mit einem frühen Beginn der Laichzeit zu rechnen. Ende März

waren noch dicke Eisreste auf den Teichen, die Wassertemperatur betrug am Rande 2-4° C. Trotzdem erschien bereits am 29.3. das erste Erdkröten-Männchen im "Badeteich". Es blieb für über eine Woche das einzige Tier. Die nächste Zeit blieb das Wetter überwiegend trocken, tagsüber stiegen die Temperaturen stark an (Höchstwerte über 18° C), nachts kühlte es regelmäßig stark ab, die nächtlichen Tiefstwerte lagen fast immer unter dem Gefrierpunkt. Nach dem 5.4. aber begannen immer mehr Kröten ihre Wanderungen zu den Teichen. Nach Einbruch der Dunkelheit kamen sie aus ihren Verstecken heraus, verschwanden aber schon nach kurzer Zeit, wenn die Lufttemperatur zu stark abgesunken war. Als am 9.4. die Temperaturen anstiegen und am 1o.4. ein warmer Regen fiel, setzten die Wanderungen der Kröten mit voller Stärke ein. In wenigen nächtlichen Schüben müssen die gesamten Laichplatzpopulationen ihre Teiche erreicht haben, denn nach dem Kälteeinbruch am 13./14.4. fand ich nur noch wenige wandernde Kröten. Erstaunlicherweise waren diese "Nachzügler" fast ausschließlich unverpaarte Weibchen.

Am 15.4. begannen die ersten abgelaichten Weibchen abzuwandern. An- und abwandernde Tiere waren, abgesehen von den mit Laich prall gefüllten Bäuchen der Weibchen, sehr gut zu unterscheiden, da sich in den warmen Tagen an den Ufern der Teiche breite Zonen der Wasserlinse (Lemna minor) gebildet hatten, durch die die abwandernden Kröten hindurch mußten. Einige der kleinen grünen Pflänzchen blieben dann an den Tieren hängen, und noch mehrere hundert Meter von den Teichen entfernt ließen sich die Kröten eindeutig als aus dem Teich kommend bestimmen.

Nach dem 24.4. war die Laichzeit abgeschlossen, bis auf wenige Männchen hatten alle Kröten ihre Laichplätze wieder verlassen. Lassen wir das einzelne, sehr früh erschienene Kröten-Männchen außer Betracht, so hat die Wanderphase vom 5.-19.4. (15 Tage), die ganze Laichzeit 2o Tage gedauert.

d) 1964

Die Kälteperiode Anfang März wurde in der Nacht zum 2o.3. durch einen warmen, starken Regen beendet. Die Temperaturen stiegen schnell an, und bereits am 22.3. fand ich die ersten Erdkröten-Männchen im LIETH, noch weit entfernt von den Teichen. Am 25.3. herrschte bereits starker Wanderbetrieb, doch hatte ich bis dahin noch keine Tiere in den Teichen gefunden. Eine neue Kälteperiode vom 26.3.-8.4. unterbrach diese Wanderungen, die Kröten zogen sich wieder völlig zurück. Nur als zwischendurch am 31.3./1.4. die Temperaturen geringfügig anstiegen, fand ich vereinzelte Tiere auf den Waldwegen. Am 9.4. stiegen dann vor allem die Tagestemperaturen stark an, die Nächte blieben weiterhin recht kalt. (Temperatur im LIETH am 1o.4. : 6^{00} = o,5^{o} C/12^{00}=18^{o}C)
Der Wanderbetrieb setzte nun, vor allem in den ersten Nachtstunden, voll ein. Am 17.4. hatten alle Kröten ihre Laichplätze erreicht, die Wanderphase war abgeschlossen. Auch hier waren die "Nachzügler" wie im vorhergegangenen Jahre hauptsächlich Weibchen, die noch unverpaart waren. Zu der selben Zeit wanderten die ersten abgelaichten Weibchen wieder ab. Schon nach wenigen Tagen, es herrschte die ganze Zeit warmes, sonniges Wetter, war die Laichzeit beendet, und die letzten Kröten hatten die Teiche wieder verlassen (21.4.). Die Laichzeit in diesem Jahre dauerte insgesamt 31 Tage, die Wanderphase davon 27 Tage. Jedoch ist hier zu beachten, daß sie durch den Kälteeinbruch in zwei, durch fast 14 Tage deutlich von einander getrennte Abschnitte geteilt wurde.

III. Versuche und Befunde zur Richtungsorientierung der Erdkröte.

Bei meinen Untersuchungen ging ich von folgender Fragestellung aus: Wie orientieren sich die Kröten auf ihren Laichplatzwanderungen, und wie verhalten sie sich, wenn man ihnen die Möglichkeit nimmt, sich nach den bisher bekannten Faktoren zu orientieren? Da operative Eingriffe (Blendung, Zerstörung des Geruchsinnes etc.) eine zu starke Änderung des Gesamtverhaltens hätten hevorrufen können, mußte ich die Kröten in einem homogenen Umfeld, einem abgeschlossenen Raum, testen. Eine weitere Voraussetzung dafür war, die Laufversuche in einer Entfernung von den Laichplätzen durchzuführen, aus der schon gerichtetes Wandern nachgewiesen worden war.

1) Versuche Frühjahr 1961

Im Frühjahr 1961 stand mir für meine Versuche ein kleines Gebäude (Gebäude-Nr.4o) der ehemaligen Munitionsfabrik zur Verfügung, das ca. 65o m südwestlich des "Badeteiches" liegt, in einer Entfernung von den Laichplätzen, aus der JUNGFER (1943) und HEUSSER (1958a) sehr gute Wiederfunde nach Verfrachtungen erhielten. Es ist ein massives Steinhaus mit flachem Dach und Betonfußboden mit zwei Räumen, dessen größerer (5 x 5 m) mir als Versuchsraum diente. Türen und Fenster lassen sich mit Eisenblenden zusätzlich dicht verschließen.

Für die Versuchsläufe grenzte ich auf dem Fußboden eine Arena ab, Sie hatte einen Durchmesser von 2,75 m und bestand aus zwölf durch Stoff beweglich miteinander verbundenen 7o cm langen und 7 cm hohen Hartfaserstreifen. Auf dem Fußboden markierte ich den Mittelpunkt, am Arenarand 45° - Sektoren mit Leuchtfarbe. Den Kröten tupfte ich zum Versuch ebenfalls Leuchtfarbe auf den Rücken, so daß ich die Rich-

tung ihrer Läufe auch bei völliger Dunkelheit gut beobachten und registrieren konnte. Um hydrotaktische und geruchliche Richtungsfaktoren vollständig auszuschalten, goß ich die Arena jeweils mit frischem Wasser aus dem Teiche aus, in dem die Versuchstiere ihren Laichplatz hatten. Als Versuchstiere nahm ich nur wandernde Erdkröten-Männchen, die ich kurz vor den Teichen einsammelte, um sicher zu sein, ausschließlich Tiere in Wanderstimmung im Versuch zu haben. Diese Tiere transportierte ich in einem geschlossenem Behälter zum Versuchsraum und bewahrte sie in einer großen abgeteilten Ecke des Nebenraumes auf. Im Versuch setzte ich sie einzeln in die markierte Arenamitte ein, wobei ich jedes Mal die Einsetzrichtung um 90° änderte. Registriert wurde jeweils die Stelle, wo die Kröte den Arenarand erreichte. Tiere, die nach einigen Minuten nicht gestartet oder unterwegs sitzengeblieben waren, wertete ich nicht und nahm sie aus dem Versuch.

Abb.3) und 4) geben die Ergebnisse dieser Versuche im Haus Nr. 40 wieder. Die dicken Pfeile in den Diagrammen weisen in die Richtungen der jeweiligen Leichplätze, MV bezeichnet den mittleren Vektor der betreffenden Läufe. In Abb.4 sind in die Diagramme sehr schematisch die Laufspuren der Versuchstiere in der Arena eingezeichnet, indem ich zusätzlich eine Zwischenstation ihres Laufes protokollierte. Dazu war in der Arena ein Innenkreis mit dem halben Arenadurchmesser mit Leuchtfarbepunkten markiert. Die nur bis zum Mittelkreis reichenden Laufspuren stammen von Tieren, die zwar gestartet waren und den Innenkreis überschritten hatten, dann aber längere Zeit auf einer Stelle verharrten. Sie wurden aus dem Versuch genommen.

Die Verteilung der Läufe in Abb.3a und 4a zeigten eine signifikante Bevorzugung der Richtung auf den Laichplatz "Badeteich" (Rayleigh-Test: p 0,01; vergl. SCHMIDT-KÖNIG 1961). Im Diagramm 4b weist der mittlere Vektor der Läufe (p = 0,05) stärker von der "Sollrichtung" ab, jedoch ist auch hier auf-

Tab.1 Richtungsläufe von Bufo bufo L. im Haus Nr. 4o im LIETH, 65o m SW vom "Badeteich", Laichperiode 1961 (B = "Badeteich", E = "Ententeich")

Nr.	Abb.	Datum	Uhrzeit	Laichplatz	Anzahl der Tiere	Anzahl der Läufe	PMV	Bemerkungen
1	3a	15.3.	22^{30}-0^{15}	B	15	24	<o,o1	
2	3b	16.3.	21^{00}-22^{30}	B	13	26	----	Dieselben Tiere wie in Vers.1, nach Gött. verfrachtet.
3	4a	16.3.	23^{15}-1^{45}	B	19	22	<o,o1	
4	4b	17.3.	22^{00}-23^{15}	E	14	24	=o,o5	Starke $18o^{o}$-Tendenz

fällig, wie zielgerichtet die Anfangsläufe auf den Laichplatz "Ententeich" bezogen sind. Hier tritt auch eine stärkere $18o^{o}$-Tendenz (Gegenrichtung) auf, einige Tiere liefen genau spiegelbildlich zu der erwarteten Richtung.

Das Diagramm 3b zeigt dagegen eine annähernd zufallsgemäße Verteilung der Läufe. Diese Versuchstiere waren zweimal mit einem Motorroller über eine größere Entfernung (ca. 1o Straßenkilometer) transportiert und erst kurz vor dem Versuch in den LIETH zurückgebracht worden. Es erscheint daher möglich, daß durch die Erschütterungen des Transportes der Orientierungsmechanismus der Kröten etwas gestört worden war und die Tiere deshalb nicht zielgerichtet laufen konnten. LINDENLAUB (196o) fand bei ihren Orientierungsversuchen mit Mäusen eine starke Desorientierung, wenn sie die Tiere vor den Versuchen einige Zeit auf einer Drehscheibe drehte. Nach HEUSSER (1964) wird die Orientierung der Kröten durch Gefangenschaftsbedingungen beeinträchtift.

2) Versuche Frühjahre 1962-63

Die Versuchsergebnisse im Frühjahr 1961 in dem Haus Nr. 4o zeigen, daß sich die Erdkröte offensichtlich auch in einem abgeschlossenen Raum zielgerichtet (Laichplatz) orientieren kann. Die Versuchsanordnung war jedoch starr, denn die Arena konnte im Raum nicht verdreht oder verändert werden. Daher erschien es mir ratsam, die Kröten auch aus anderen Richtungen zu den Laichplätzen starten zu lassen. Weitere Versuchsräume standen aber in der näheren Umgebung der Teiche nicht zur Verfügung.

In den Laichperioden der Frühjahre 1962-63 verwendete ich daher für die weiteren Versuche mit einer Testarena eine transportable Versuchsapparatur (Abb.5).

a) Die Versuchsapparatur

Die Arena ist ein runder, allseitig geschlossener Holzkasten von 15o cm Durchmesser und 12 cm Höhe. Am Rand befinden sich 1o Kammern (K), deren Böden nach unten sich öffnende Klappen darstellen. Die Arena ist innen mattschwarz gestrichen und auf der Mittelsäule eines Drehschemels (D) drehbar angeordnet. Ein großer Trichter aus PVC-Folie (P) verbindet den Rand der Arena mit dem Sammelgefäß (S) am Fuß der Säule. Zur Registrierung der Laufrichtung der Versuchstiere dient in jeder Kammer außen auf dem Deckel eine kleine 3 V Glühbirne (La), die sich einschaltet, wenn die Bodenklappe, durch die Kröte beschwert, sich nach unten öffnet. Ein schwarzes Tuch (V) umkleidet den gesamten unteren Teil der Versuchsapparatur und schirmt störendes Licht ab. In der Mitte der Arena dient ein hochziehbares und am Deckel der Arena dicht schließendes Gefäß (2o cm Ø) zum Start der Versuchstiere (A), die von oben in dieses Startgefäß eingesetzt werden können. Die Versuchsapparatur war auf der mit einer Plane überdeckten Pritsche eines TEMPO-Lieferwagens montiert

und konnte so überall im Versuchsgebiet eingesetzt werden (Abb.6 a-c).

b) Versuchsverlauf

Bei Einbruch der Nacht, dem Beginn der täglichen Wanderungen der Kröten, fuhr ich in das Versuchsgebiet und stellte das Fahrzeug mit der Arena an der entsprechenden Stelle im Gelände auf. Die Arena wurde aus ihrer Transportverankerung gelöst und mittels einer Wasserwaage und dreier Stellschrauben am Fuße ihres Drehschemels nivelliert, um geotaktische Schlüssel bei den Versuchsläufen auszuschalten. Die Versuchstiere transportierte ich in einem geschlossenen Behälter zur Versuchsapparatur und bewahrte sie in einer großen geschlossenen Plastikwanne auf.

Bei den Versuchen setzte ich die Kröten einzeln oder zu mehreren von oben in das herabgelassene Auflaßgefäß ein, in dem die Tiere einige Zeit zur Beruhigung, durchschnittlich drei Minuten, verblieben. Dann zog ich das Gefäß hoch und ließ die Tiere frei. Nach einiger Zeit erreichten die Kröten den Rand der Arena und den Klappenboden einer der zehn Kammern. Durch ihr Gewicht klappte dieser herunter, die Tiere rutschten auf der schiefen Ebene abwärts auf die Plastikfolie und auf dieser hinunter in das Sammelgefäß, während die Klappe in ihre Ruhelage zurückfiel. So war es möglich, rasch nacheinander Tiere einzusetzen, ohne die vorhergehend getesteten aus der Apparatur herauszunehmen. Nach jedem einzelnen Lauf drehte ich die Versuchsapparatur wahllos um einen oder mehrere Sektoren weiter, um etwaige richtende Faktoren innerhalb der Arena auszuschalten.

Die Dauer der einzelnen Läufe war sehr unterschiedlich. Je nach den Temperaturverhältnissen und der Lauffreudigkeit der Kröten, die vor allem gegen Ende der Wanderphase hin nachließ, benötigten sie zwischen einer Minute und zwei Stunden. Da mir während der Laichperiode nur wenige Näch-

te für meine Versuche zur Verfügung standen, ließ ich, um Zeit zu gewinnen, gelegentlich auch mehrere Tiere (zwei bis fünf) auf einmal starten; die Ergebnisse blieben gleich.

Als Versuchstiere wählte ich nur Erdkröten-Männchen, die ich in der näheren Umgebung des "Badeteiches" fing, jedoch niemals Tiere, die schon den Teich erreicht hatten und sich bereits im Wasser aufhielten. Je nach der Anzahl der gefundenen Tiere nahm ich zehn bis zwanzig Stück in den Versuch, in zwei Versuchsserien auch über dreißig. An kalten Tagen, vor allem zu Beginn der Wanderungen, wenn nur wenige Tiere verfügbar waren, mußte ich auch wenige Tiere mehrmals hintereinander laufen lassen.

Auf 1o Standorten in verschiedenen Entfernungen zum Laichplatz testete ich so in 15 Gruppen insgesamt 246 Erdkröten und erhielt 247 verwertbare Richtungsläufe (Tab.2). Ein Versuch wurde nicht gewertet, da ich ihn abbrechen mußte. Die Außentemperatur war an diesem Abend sehr stark abgesunken; die Kröten blieben in der Versuchsapparatur bewegungslos.

Für die Untersuchungen im Frühjahr 1964 veränderte ich die Apparatur und den Versuchsablauf geringfügig.

c) Die Befunde

Die Ergebnisse der Richtungsläufe der Erdkröten in der Versuchsarena während der Laichperioden 1962-63 sind in Abb.7 in Kreisdiagrammen relativ zum Laichplatz ("Badeteich") eingetragen. In Tab.2 sind die einzelnen Versuche zusammengestellt. Die Standortsnummern (römische Ziffern) sind aus Abb. 7 zu ersehen. Die statistische Absicherung der Versuchsergebnisse führte ich mit dem Rayleigh-Test durch.

Diese Befunde scheinen die Ergebnisse der Vorversuche in Haus Nr. 4o nur zum Teil zu bestätigen. Zwar zeigen einige

Tab.2 Versuchsserien von Bufo bufo L. in der Test-Arena im LIETH, Laichperioden 1962-63 ("Badeteich")

Nr.	Standort Nr.	Entf. Richt.	Datum	Uhrzeit	Anzahl der Tie-re	Läu-fe	PMV	Bemerkungen
1	I	250 m S	31.3. 1962	23^{10}-0^{20}	5♂	20	>0,1	
2	II	500 m S	1.4. 1962	1^{15}-2^{50}	6♂	15	----	
3	III	650 m SW	2.4. 1962	23^{50}-2^{00}	25♂	21	>0,1	
4	IV	600 m SO	3.4. 1962	22^{30}-1^{00}	37♂	37	----	
5	V	700 m N	4.4. 1962	2^{00}-6^{00}	30♂ 4♀	34	----	starke 180°-Tendenz
6	VI	250 m O	5.4. 1962	23^{00}-1^{00}	10♂	10	>0,05	Läufe o gem. Dia-gramm
7	VI	250 m O	6.4. 1962	1^{15}-3^{20}	12♂	9	>0,1	Läufe x
8	VII	1000m SO	8.4. 1962	0^{40}-2^{05}	15♂	4	----	Versuch nicht gewertet
9	II	500 m S	13.4. 1962	1^{08}-2^{55}	10♂	10	>0,05	Läufe o gem. Dia-gramm
10	II	500 m S	13.4. 1962	3^{12}-4^{05}	11♂	11	<0,05	Läufe x
11	VIII	50 m NW	18.4. 1962	2^{10}-3^{17}	15♂	15	<0,01	Läufe x gem. Dia-gramm
12	VIII	50 m NW	18.4. 1962	3^{40}-5^{04}	15♂	14	----	Läufe o Tiere v. Nr.11
13	IX	80 m O	9.4. 1963	23^{10}-0^{33}	17♂	17	<0,01	
14	IX	80 m O	10.4. 1963	0^{55}-2^{22}	17♂	17	<0,01	Tiere v. Nr.13
15	X	200 m N	10.4. 1963	23^{30}-1^{10}	17♂	17	<0,02	

Laufserien auch hier ausgeprägte, signifikante Richtungstendenzen (Nr. 1o/11/13/14/15), jedoch stimmen diese Richtungen nicht mit der erwarteten Richtung zum Laichplatz überein. Andere Serien (Nr. 3/6/7/9) lassen zwar auch Richtungstendenzen erkennen, doch sind diese Ergebnisse wegen des zahlenmäßig geringen Versuchsmaterials nicht statistisch gesichert.

Auffällig ist das Ergebnis von Versuch Nr. 5, wo die Kröten abermals etwa spiegelbildlich zur Laichplatzrichtung gelaufen waren. Diesen Versuch setzte ich bis in die frühen Morgenstunden des 4.4.1962 fort. In seiner ersten Hälfte liegen die Kröten fast ausschließlich in südlicher Richtung, d.h. zum Laichplatz. Nach 4^{00} Uhr jedoch, mit Beginn der Morgendämmerung, die die Tiere aber nicht sehen konnten, schlug die Orientierung um: die Kröten wählten jetzt fast nur noch die spiegelbildliche Richtung, d.h. Norden, vom Laichplatz weg.

Ähnliche Richtungswechsel in zwei zeitlich dicht aufeinanderfolgenden Versuchsserien traten mehrmals auf; z.B.:

5./6.4.62, Versuch Nr. 6 und 7. Die Richtungsbevorzugung ist zwar nur schwach, jedoch heben sich verschiedene Richtungen deutlich ab.

13.4.62, Versuch Nr. 11 und 12. Für diese aufeinanderfolgenden Versuche wurden die gleichen Tiere verwendet. In der ersten Laufserie sind die Richtungstendenzen, wenn auch nicht zum Laichplatz hin, ausgeprägt; in der zweiten Serie streuen die Läufe jedoch relativ stark. Auch dieser Versuch verlief, ebenso wie Nr. 5, schon in der beginnenden Morgendämmerung.

Diese unterschiedlichen Richtungswahlen lassen sich nicht deuten; man kann verschiedene Gründe für die Fehlleistungen der Kröten unter diesen Versuchsbedingungen annehmen, z.B. könnten durch die Versuchsanordnung selbst alle richtenden Faktoren abgeschirmt worden sein. Denkbar wäre auch,

daß irgendwelche Störeffekte der Versuchsapparatur oder ihrer Umgebung desorientierten oder eine Fehlorientierung in eine andere Richtung bewirkten. Ebenso wahrscheinlich sind Störungen der Orientierungsfähigkeit durch Fang, Transport und das Einsetzen in die Apparatur.

Da die Versuche in der transportablen Arena sich grundsätzlich nicht von jenen im Haus Nr. 4o unterschieden, ist kaum anzunehmen, daß die Arena stärker als das Haus "abschirmte". In beiden Fällen war jegliche optische Orientierung unterbunden, etwa geruchlich oder hydrotaktisch richtende Reize waren beidemals gleich stark gestört. Die beiden Versuchsanordnungen sind jedoch darin unterschieden, daß die Tiere im ersten Versuch direkt auf dem Betonfußboden des Hauses, und damit direkt auf dem Erdboden, laufen, in der Arena jedoch ca. 1,5o m hoch auf einer Holzplatte über dem Erdboden. Weiterhin ist denkbar, daß die Orientierungsbereitschaft der Versuchstiere durch den Transport und durch das Einsetzen sehr stark geschwächt wurde, so daß sie sich vielleicht nach anderen als den spezifischen Reizen richteten, auf die sie unter normalen Bedingungen nicht reagiert hätten. FROMME (1961) hatte bei seinen Untersuchungen an nächtlich ziehenden Grasmücken festgestellt, daß sie sich durch geringe Unterschiede in der Ausleuchtung der Versuchsapparatur des- bzw. umorientieren ließen.

3) Versuche Frühjahr 1964

a) Durchführung

In den Versuchen im Frühjahr 1964 war ich daher bemüht, möglichst alle äußeren störenden Faktoren von der Versuchs-Arena fernzuhalten, und die Tiere beim Versuch möglichst ungestört in die Versuchsapparatur einzusetzen. Der Lauf eines Tieres wurde jetzt nicht mehr durch das Signallämpchen angezeigt, vielmehr mittels einer Registrierapparatur außerhalb des Fahrzeuges registriert. Jeder der 1o Klappen

ordnete ich dabei ein Zählrelais (Telephon-Gesprächszähler der Deutschen Bundespost) zu, gespeist von einer 18 V Gleichstrombatterie. Eine Kondensatorschaltung mit ca.3 sec. Verzögerung verhinderte ein Ansprechen der Relais beim Nachwippen der Klappenkontakte. Die Zahlenänderungen der Relais protokollierte ich. Die Kröten setzte ich nun nicht wie bisher bei den oben beschriebenen Versuchen einzeln nacheinander in die Apparatur ein, sondern wie folgt:

Die am Abend vorher gefangenen Tiere (1o-2o Stück) für eine Versuchsserie wurden sofort in eine flache Schale (25 cm Ø; 5 cm Höhe) mit Erde und Laub gesetzt. Die Schalen verschloß ich mit einer weitmaschigen Gaze und bewahrte sie im Versuchsgelände, meist am Standort der Versuche des folgenden Abends, im Laub des Waldbodens auf. So waren die Tiere den normalen Wetter-und Lichtbedingungem ausgesetzt. Zum Versuch setzte ich die ganze, nunmehr geöffnete Schale noch vor Beginn der Abenddämmerung, d.h. vor der abendlichen Aktivitätsphass der laichwandernden Erdkröten, vorsichtig in die Versuchsarena ein. Dabei achtete ich besonders darauf, die Schale nicht in ihrer geographischen Ausrichtung zu verdrehen. Erst hier, in der völligen Dunkelheit der Arena, erwachten die Tiere, die sich meist in dem Laub der Schale eingegraben hatten, langsam zur abendlichen Aktivität, verließen die Schale und starteten in der Arena.

Durchschnittlich gegen 21^{30} Uhr war die erste Laufserie abgeschlossen; alle Tiere befanden sich im Sammelgefäß. Für die zweite Versuchsserie säuberte ich dann die Arena von Erde und Laub und richtete sie mit einer anderen Klappe zum Laichplatz aus. Die neuen Tiere waren ebenso wie für die erste Serie am Abend vorher in einer Schale im Waldboden aufbewahrt worden. Jedoch belichtete ich sie schon vor Beginn der Abenddämmerung bis zum Beginn des Versuches mit einer Lampe, so daß für diese Tiere der Tag noch andauerte. Sie verhielten sich dann in der Schale ganz ruhig

und wurden erst eine viertel Stunde nach dem Einsetzen in die Arena aktiv. Dieser Versuch lief im übrigen genauso ab wie der vorherige. Bei einigen Serien blieben von den eingesetzten Tieren eines oder mehrere in der Schale sitzen, umso häufiger, je stärker die Außentemperatur sank. Unter 4-5°C waren nur wenige Tiere aktiv. Diese Versuchsserien wertete ich nicht (Nr.2 und 7).

Im Frühjahr 1964 erhielt ich in 15 gewerteten Laufserien an 6 verschiedenen Standorten von 251 Erdkröten-Männchen insgesamt 2o2 verwertbare Richtungsläufe (Tab.3).

b) Die Befunde

In Abb. 8 sind die Ergebnisse meiner Untersuchungen im Frühjahr 1964 in Kreisdiagrammen wiedergegeben. Diese Läufe sind alle auf den "Ententeich" bezogen, da ich dieses Mal ausschließlich Tiere nahm, die in diesem Teich ihren Laichplatz hatten. Lediglich im Versuch Nr. 1 könnten Tiere aus dem "Badeteich" enthalten sein, da im frühesten Stadium der Laichwanderungen in größeren Entfernungen von den Teichen die genaue Laichplatzzugehörigkeit kaum zu bestimmen ist. Die beiden Laufserien eines Abends und eines Standortes sind jeweils in einem Kreisdiagramm zusammengefaßt, die Läufe der Serie a durch Punkte (o), die der Serie b durch Kreuze (x). Der Standort selbst ist durch römische Ziffern gekennzeichnet.

Die Ergebnisse des Frühjahres 1964 unterscheiden sich nicht grundsätzlich von den Befunden der vorhergegangenen Jahre. Auch hier zeigen einige Laufserien stark signifikante Richtungstendenzen, so vor allem die Versuche Nr. 1b und 9a, aber auch die Serien Nr. 3a/4a/6b, während andere Serien stark streuen, wie z.B. Nr. 4b/5a,b und 9a. In den Läufen Nr. 8a,b tritt wieder eine starke 18o°-Tendenz auf, ähnlich der von Nr. 5-1962 (Abb.7).

Tab.3 Versuchsserien von Bufo bufo L. in der automatisch registrierenden Test-Arena im LIETH, Laichperiode 1964 ("Ententeich")

Nr.	Standort Nr.	Standort Entf. Richt.	Datum Tempe-ratur	Uhrzeit	Anzahl der Tie-re	Anzahl der Läu-fe	PMV	a+b PMV	Bemerkungen
1a	XI	3oom NO	25.3. 6°C	20^{15}-21^{20}	1o	1o	>o,o5	=o,o3	Tiere in größerer Entfern. von den Teich. gefangen
b				21^{45}-23^{00}	1o	1o	<o,o1		
2	XI	3oom NO	26.3. 4°C	19^{00}-22^{45}	1o	4	----	----	Versuch abgebrochen
3a	XI	3oom NO	1o.4. 8°C	19^{00}-21^{45}	11	11	=o,o5	=o,o3	
b				22^{40}-24^{00}	11	11	>o,o5		
4a	XII	4oom O	11.4. 8°C	18^{30}-20^{00}	15	14	=o,o5	=o,o1	
b				20^{10}-22^{15}	12	11	>o,o5		
5a	I	25om SO	12.4. 6-8°C	19^{15}-21^{00}	15	15	>o,o5	>o,o5	Tiere am Standort gefangen u. aufbewahrt
b				22^{15}-23^{15}	15	15	>o,o5		
6a	XIII	4om N	13.4. 6°C	19^{10}-21^{40}	2o	16	>o,o5	<o,o5	Tiere am Standort gefangen u. aufbewahrt Nicht transport.
b				21^{45}-24^{00}	18	16	=o,o5		
7	XIV	1oom SW	14.4. 3,5°C	19^{00}-22^{20}	15	6	----	----	Versuch abgebrochen
8a	XIV	1oom SW	15.4. 7-8°C	19^{00}-22^{15}	12	12	>o,o5	>o,o5	Starke 180°-Tendenz. Tiere gef. N des Teiches, Standort aufbew.
b				22^{30}- 0^{10}	12	11	>o,o5		
9a	XI	3oom NO	16.4. 8°C	19^{15}-22^{00}	2o	17	>o,o5	<o,o5	Tiere gefangen Standort XIV, Standort aufbew.
b				22^{10}- 1^{00}	15	15	<o,o1		
1o	XV	5om O	17.4. 8°C	19^{45}-21^{30}	2o	18	>o,o5	----	Tiere von Standort, aufbewahrt 1oo m südlich

Bemerkenswert ist ferner, daß die Richtungen der Läufe in Versuch Nr. 5a,b am gleichen Standort wie 1962 (Nr.I; Vers. Nr.1) besonders stark streuten. In Versuch Nr.4a,b weist die Hauptrichtung der Läufe nach Süd-Ost, das ist die gleiche Richtung, die die meisten Tiere auch 1963 (Vers.Nr.13/14) am fast identischen Ort (Standort XII, östlich des "Badeteiches") bevorzugten. Der Standort XI der Versuche Nr. 1,3 und nördlich des "Badeteiches" stimmt mit dem Standort X des Versuches Nr. 15-1963 (vergl. Abb.7) überein. An dieser Stelle treten in allen Versuchen starke Richtungsbevorzugungen auf, die jedoch nicht untereinander übereinstimmen.

In den vorangegangenen Versuchsjahren fing ich die Versuchstiere immer in unmittelbarer Nähe der Laichplätze und verwendete für einen Versuch Tiere, die aus verschiedenen Richtungen zum Teich anwanderten. Im Frühjahr 1964 beschränkte ich mich ab Versuchsserie Nr. 4 jeweils auf einen bestimmten Fangort (vergl.Tab.3), so daß die Versuchstiere am Abend stets die gleiche Wanderrichtung zum Laichplatz hatten. In Abb.8 sind diese ursprünglichen Wanderrichtungen als Pfeile in die Kreisdiagramme eingezeichnet. Wie die Verteilung der Richtungsläufe zeigt, ist in keiner Laufserie ein Zusammenhang zwischen der ursprünglichen Wanderrichtung und der Richtungsbevorzugung in der Versuchsarena zu erkennen, ganz gleich, ob ich die Tiere am Fangort oder nach der Verfrachtung an einem anderen Platz testete.

c) Erörterung der Befunde

Obwohl diese Befunde keine Klärung des Richtungsfinden bei Erdkröten erbringen, so schließen sie doch mit einiger Sicherheit aus, daß die richtenden Reize durch das Versuchsverfahren oder die Versuchsapparatur gegeben waren. Zwar stimmen die mittleren Vektoren der einzelnen Laufserien nicht überein; faßt man jedoch alle Werte von insgesamt 449 auswertbaren Läufen zusammen und stellt sie, bezogen auf den Laichplatz, in einem gemeinsamen Kreisdiagramm (Abb.9) dar, so zeigt sich eine schwache Tendenz in Richtung des

Laichplatzes und seiner Gegenrichtung. Diese Gegenrichtung ist nur schwach angedeutet, jedoch läßt sich die Verteilung aller Läufe auf die 1o Gruppen mit p = o,o5 (Test nach KUIPER,196o; entnommen PERDECK,1963) gegen die rein zufällige absichern.

Faßt man dagegen die Läufe aller Serien nach ihrer geographischen Lage zusammen, so ergibt sich ein anderes Bild. Da ich bei den Versuchen jeweils eine Klappe der Arena in Richtung auf den Laichplatz ausrichtete und die Versuchsorte in verschiedenen Himmelsrichtungen lagen, gruppieren sich die einzelnen Läufe nicht, wie in Abb.9 in 36° - Sektoren, sondern verteilen sich kontinuierlich auf den ganzen Kreisumfang. In Abb. 1o a/b sind diese Werte in 1o°-Gruppen zusammengefaßt. Die Kreisdiagramme der beiden Versuchsgruppen 1962-63 und 1964 weisen eine Zufallsverteilung der Läufe auf ($p > o,1$; Test nach KUIPER), jedoch fallen in den Diagrammen einige fast gleichmäßig verteilte, zahlenmäßig starke Gruppen auf, vor allem in Abb. 1oa. In Abb.11 sind die Läufe von Abb. 1oa und b. zusammengefaßt.

Nimmt man an, daß die Läufe im Summenkreisdiagramm (Abb.11) zufallsverteilt sind, so muß es auch so bleiben, wenn man die eine Hälfte des Kreises auf die andere klappt und die korrespondierenden Gruppen addiert. Ebenso muß die Zufallsverteilung erhalten bleiben, wenn man den Halbkreis zu einem Viertelkreis zusammenklappt und die Gruppenwerte wiederum addiert. In Abb. 12a ist als Achse für den Halbkreis die West-Ost-Richtung gewählt; es zeigt sich, daß einzelne Gruppen, vor allem solche im 45°-Abstand, deutlicher hervortreten. Im Viertelkreis ist die Verstärkung dann augenfälliger, hier ist eine starke 45°-Tendenz zu erkennen, deren Gruppenwerte nicht mehr zufallsverteilt sind ($p < o,o1$; FG = 8; χ^2 - Test und Test nach KUIPER).

Bei der hier angewandten Methode ist allerdings Vorsicht geboten, da etwaige Fehler bzw. Eigentümlichkeiten der Ver-

suchsanordnung sich ebenfalls unter Umständen verstärken können. In der Versuchsapparatur waren die einzelnen Klappen im Abstand von 36° angeordnet. Bei der Zusammenfassung der Läufe legte ich dagegen 10°-Sektoren zugrunde. Dieser Unterschied kann dazu führen, daß die Anzahl der Klappen pro 10°-Sektor verschieden ausfällt, wodurch die Voraussetzung für eine Zufallsverteilung nicht mehr gegeben zu sein braucht. Andererseits ist jedoch zu bedenken, daß ich bei der Durchführung der Versuche die einzelnen Standorte keinesfalls im Hinblick auf die spätere Zusammenfassung gewählt hatte. Die Richtungen der Klappen der einzelnen Serien verteilen sich in der Zusammenfassung nicht völlig gleichmäßig. Zudem ist die Anzahl der Tiere in den einzelnen Versuchsserien ungleich und somit die Wahrscheinlichkeit eines Laufes in eine bestimmte Richtung verschieden hoch.

In den 449 gewerteten Läufen hatten die Tiere bei 10 Klappen 4490 Wahlmöglichkeiten. Die Summe der Richtungswahlmöglichkeiten im gesamten Kreis (vergl.Abb.12) zu einem Viertelkreis übereinandergelegt und in 10°-Gruppen zusammengefaßt, läßt eine unterschiedliche Verteilung der Klappen und damit die Möglichkeit einer Richtungswahl erkennen (gestrichelte Kurve in Abb.12b), deren Maxima und Minima jedoch nicht mit denen der Kurve der Läufe zusammenfallen. Es ist daher anzunehmen, daß die 45°-Tendenz der Richtungsläufe der Erdkröte nicht auf die Zufälligkeiten in der Anordnung der Versuchsapparaturen zurückzuführen,sondern real ist. Endlich genügt auch das Tiermaterial nicht ganz den strengen Anforderungen für eine einheitliche Auswertung, da in einem homogenen Versuchsmaterial die einzelnen Tiere nur einmal in den Versuch genommen werden durften, ich jedoch einige Tiere auch zwei- oder mehrmals laufen ließ (vergl.Tab.2). Jedoch ist der Prozentsatz dieser Tiere im Verhältnis zu allen Versuchstieren nicht sehr groß, so daß man ihn wohl vernachlässigen kann.

Eine Übereinstimmung, bzw. Abhängigkeit der Richtungen der einzelnen Laufserien und der 45°-Tendenz mit der Ausrichtung des Kraftfahrzeuges ist ebenfalls nicht zu erkennen; die bevorzugten Richtungen stehen in den verschiedensten Winkeln zur Wagenachse.

4) Richtungsorientierung laichwandernder Erdkröten unter freiem Himmel.

In der Laichperiode 1961 führte ich parallel zu den Orientierungsversuchen im Haus Nr. 4o Versuche unter freiem Himmel nach Verfrachtung über eine größere Entfernung auf dem flachen Dach des Zoologischen Institutes in Göttingen durch. Die Entfernung bis zu den Laichplätzen im LIETH beträgt 7,2 km Luftlinie. Dabei verwendete ich eine Arena von 1,2 m Durchmesser mit schräg ansteigenden Wänden (ca. 45°), die jegliche Sicht auf benachbarte Dächer und Schornsteine abschirmten. Die Versuchstiere, jeweils am Abend vorher an den Laichplätzen gefangene Erdkröten, setzte ich einzeln in die Mitte der Arena (Random-Startrichtung) und beobachtete sie aus den verschiedensten Blickrichtungen. Protokolliert wurde die Stelle, an der das Tier den Arenarand erreichte. Tiere, die nach einiger Zeit (ca. 3 Minuten) nicht gestartet oder unterwegs sitzengeblieben waren, nahm ich aus dem Versuch und wertete sie nicht.

In vier Serien wurden so insgesamt 7o Erdkröten-Männchen geprüft, die 9o verwertbare Läufe lieferten, da ich einige Tiere zweimal laufen ließ (Tab.4).

Abb.13 faßt in Kreisdiagrammen die Ergebnisse dieser Laufserien zusammen. In allen vier Diagrammen weist die Mehrzahl der Läufe annähernd in die Richtung auf die angestammten Laichplätze der Versuchstiere. Zwar zeigen die mittleren Vektoren der einzelnen Serien nicht direkt in die Soll-Richtung, doch liegen fast 7o% aller Läufe in dem den Laichplätzen zugewandten Halbkreis. Die Erdkröten können sich

demnach unter diesen Bedingungen annähernd in Richtung auf ihre Laichplätze orientieren.

Tab.4 Versuchsserien von Bufo bufo L. auf dem flachen Dach des Zoologischen Institutes in Göttingen.
Laichperiode 1961

Nr.	Datum	Uhrzeit	Anzahl der Tiere	Anzahl der Laufe	Wind	PMV	Bemerkungen
1	12.3.	17^{00}-18^{00}	21	17	SW stark	-----	18^{0}- Tendenz
2	14.3.	15^{25}-14^{20}	17	14	WSW schwach	=0,02	
3	15.3.	16^{00}-17^{25}	15	21	SSW schwach	<0,01	
4	16.3.	15^{30}-16^{40}	17	34	WSW stark	<0,01	zeitweise Sonne

Eine Sonnenkompassorientierung der Erdkröten, wie sie FERGUSON (1963) bei einigen Froscharten feststellen konnte, ist bei meinen Versuchen nicht unbedingt auszuschließ jedoch setzt sie in diesem Fall voraus, daß die Kröten die Sonne auch bei bedecktem Himmel sehen können. Nur beim Versuch Nr. 4 am 16.3. schien zeitweise die Sonne, sonst war der Himmel stets bedeckt. In Kontrollversuchen, die ich im Frühjahr 1964 unter den gleichen Versuchsbedingungen bei strahlendem Sonnenschein durchführte, waren die Tiere sehr stark positiv phototaktisch und liefen auf die Sonne zu. Sobald aber eine Wolke die Sonne verdeckte, trat die Richtungstendenz zu den Laichplätzen stärker hervor.

Eine Orientierung nach der Windrichtung ist nicht anzunehmen. An den Versuchstagen wehte der Wind stets aus der gleichen Richtung (WSW-SW); der Arenarand schirmte den Wind relativ gut ab. JUNGFER (1943) erwähnt, daß Kröten normalerweis bevorzugt mit oder gegen den Wind laufen; in meinen Versuchen

liefen sie jedoch quer zur Windrichtung.

5) Versuche zur chemotaktischen Orientierung der laichwandernden Erdkröten.

Bei Tieren, die zum Ablaichen spezifische Wasserstellen aufsuchen, wäre eine hydro- oder chemotaktische Orientierung am wahrscheinlichsten. Die Hydrotaxis allein dürfte dabei nicht ausreichen, denn sie würde die Tiere zu beliebigen kleinen Tümpeln leiten; bei Regen wäre eine Orientierung überhaupt nicht möglich, was nach allen bisherigen Beobachtungen nicht zutrifft. Falls sich aber die Kröten auf ihren Laichwanderungen chemotaktisch orientieren, müßte jedem Laichplatz ein ganz spezifischer Geruch anhaften, auf den die betreffende Population geprägt wäre. Der Geruch müßte so spezifisch sein, daß benachbarte Laichplätze auch nach Jahren unterschieden werden könnten; die Geschlechtsreife und die erste Laichwanderung findet bei der Erdkröte erst nach 3-4 Jahren statt. JUNGFER (1943) fand, daß sich Kröten im Windkanal positiv zur Windrichtung einstellten, sobald Quellmoos aus ihrem Laichgewässer in den Luftstrom gelegt wurde, in geruchlosem Luftstrom liefen sie vorwiegend mit dem Wind. Jedoch stellte JUNGFER(1951) diese Ergebnisse selber in Frage, weil diese Versuche erst kruz nach der Laichzeit stattfanden. Außerdem orientierten sich die Tiere auch bei starkem Rückenwind zielgerichtet zum Laichplatz.

Im Frühjahr 1962 machte ich folgende Beobachtung:
Starke Schneeschmelze und anhaltender Regen hatten die beiden Teiche im LIETH fast überlaufen lassen. Aus dem "Badeteich" floß in der südwestlichen Ecke durch einen kleinen Graben Wasser ab. Etwa 25 m südlich des Teiches kreuzt dieser Graben den großen Weg, den die Kröten aus südlicher Richtung als Zugstraße bevorzugen. Hätte der chemische Sinn gerichtet, so wäre zu erwarten gewesen, daß die anwandernden Kröten dort, wo der Graben ihren Weg kreuzte, anhalten oder in ihm aufwärts zum Teich wandern würden. Sie beachteten den

Graben jedoch überhaupt nicht, liefen vielmehr geradeaus weiter, oder überquerten ihn sogar neben dem Weg und schwenkten erst in Höhe des Teiches zu ihrem Laichplatz ab.

a) Versuche zur chemotaktischen Orientierung im Windkanal.

Im Frühjahr 1964 untersuchte ich laichwandernde Erdkröten in einem Windkanal ähnlich dem, den JUNGFER (1943) für seine Versuche verwendete. Aus drei getrennt regelbaren Kanälen saugte ein Ventilator Luft an und blies sie in das 7o cm lange Beobachtungsgefäß, das die Versuchstiere enthielt. Die Stärke des Luftstromes war regelbar. Durch die Ansaugkanäle konnte ich aus flachen Gefäßen mit Fließ-Papierverdampfern, die der Luftstrom passierte, den Geruch von Wasser verschiedener Herkunft getrennt in den Windkanal leiten. Verwendet wurden zur frisch gefangene wandernde Erdkröten-Weibchen und Männchen von den Laichplätzen im LIETH. Zum Eingewöhnen hielt ich die Tiere eine halbe Stunde vor dem Versuch in der Versuchsapparatur im konstanten Luftstrom aus dem Kanal mit neutralem Wasser. Anschließend beobachtete ich die Tiere 15 Minuten lang und protokollierte jede ihrer Bewegungen. Erst jetzt brachte ich das Laichplatzwasser in einem geschlossenen Gefäß ins Zimmer und füllte es über eine Schlauchleitung in die Verdampferschale des dritten Ansaugkanales, öffnete den Kanal und regelte den Luftstrom durch Drosseln der anderen Kanäle auf konstante Stärke ein. Insgesamt wurden 4 Erdkröten-Weibchen (2 verpaarte) und 6 - Männchen geprüft. Bei keinem der Tiere ließ sich bei Zugabe des Teichwassers eine besondere Reaktion erkennen; die positiven Hinwendungen zum Luftstrom wurden nicht häufiger.

b) Freilandversuche

Es ist kaum möglich, die Chemotaxis bei der Orientierung der Erdkröte im Gelände und an den Laichplätzen auszuschalten, doch könnte man die wandernden Kröten vielleicht, falls

der Geruchsinn eine Rolle spielte, durch künstliche Teiche mit Wasser von den Laichplätzen täuschen.

Im Frühjahr 1964 legte ich ca. 150 m nördlich des "Ententeiches" mit Hilfe einer großen dünnen PVC-Folie einen kleinen künstlichen Teich von 150 cm Durchmesser und ca. 40 cm Tiefe an, den ich mit Wasser, Pflanzen und Bodengrund aus dem "Ententeich" füllte. Der Teich lag in einem relativ unterholzfreien Hochwald, durch den vom nördlichen Waldrand in jedem Jahr sehr viele Erdkröten zum "Ententeich" wanderten. Die Tiere mußten in allernächster Nähe an diesem Teich vorbei; viele Kröten wanderten direkt an ihm vorbei, einige durchquerten ihn sogar, da er genau auf ihrem Wege lag. (KT in Agb.1).

Man kann annehmen, daß in unmittelbarer Nähe des künstlichen Teiches dessen geruchlicher Reiz stärker wirkt als der vom entfernter liegenden Laichplatz. Trotzdem konnte ich niemals beobachten, daß Erdkröten längere Zeit im künstlichen Teich verblieben. Geriet ein Tier einmal hinein, so verließ es das Wasser spätestens nach einigen Stunden wieder und wanderte weiter. Am 13.4. um 21^{00} Uhr setzte ich 14 Kröten-Männchen in den künstlichen Teich, die ich in seiner näheren Umgebung gefangen hatte. Bereits eine Stunde später hatten 10 Tiere das Wasser wieder verlassen; um 24^{00} Uhr saßen noch 3 Kröten im Teich, am nächsten Abend nur noch ein Tier, von dem ich nicht weiß, ob es zu den eingesetzten gehörte. Am 14.4. setzte ich um 19^{00} Uhr 21 Männchen aus der Nähe des "Ententeiches" ein. Gegen 22^{00} Uhr hielten sich noch 9 Tiere im Teich auf. Zu dieser Zeit war aber die Lufttemperatur in Bodennähe bereits auf $2{,}5^{0}$C abgesunken, auf einen Wert also, bei dem normalerweise jegliche wanderaktivität erlischt. Am nächsten Abend fand ich gegen 19^{00}Uhr ein einziges Männchen im künstlichen Teich. Ebenso schnell verließen auch eingesetzte Erdkröten-Weibchen und Paare den Teich wieder und wanderten zu ihrem eigentlichen Laichplatz.

Aus diesen Beobachtungen glaube ich schließen zu können, daß sich die Erdkröte auf ihrer Wanderung zum Laichplatz nicht nach geruchlichen Reizen orientiert. Ob der Geruchssinn mithilft, den Laichplatz zu finden, sei dahingestellt; ein leitender Sinn kann er bei den Laichwanderungen jedenfalls nicht sein.

IV Die Laichwanderungen der Erdkröte in Abhängigkeit von klimatologischen Faktoren und ihre tageszeitliche Aktivität.

Die Ortstreue, die sich bei den Laichwanderungen der Erdkröte zeigt, erscheint biologisch sinnvoll: sie sichert die Fortpflanzung in einem Biotop, das schon zahlreichen Generationen derselben Population günstige Lebensbedingungen geboten hatte. Wird ein Laichgewässer stark verändert oder trockengelegt, so verschwindet im Laufe der Jahre auch seine Krötenpopulation, sie stirbt aus (HEUSSER 1960,1964).

Die Erdkröte lebt solitär und nimmt nur einmal im Jahr während der Laichzeit Kontakt zu Artgenossen zur Fortpflanzung und Arterhaltung auf; der soziale Mittelpunkt einer Krötenpopulation ist der Laichplatz. Damit es aber hier zu einer Verpaarung der Geschlechter kommen kann, müssen die Tiere zur gleichen Zeit am gleichen Ort zusammentreffen. Neben einem guten Orientierungsvermögen ist dazu auch ein genaues Zeitschätzen erforderlich, denn die Wanderungen der Kröten zu ihrem Laichgewässer sind auf einen kurzen Zeitraum beschränkt und oft schon nach wenigen Tagen abgeschlossen. Man muß daher fragen, welche äußeren Faktoren den frühjährlichen Beginn der Wanderungen bewirken, und ob ein besonderer endogener Jahresrhythmus dafür verantwortlich ist, daß die Kröten einer Teichpopulation ihre Winterquartiere gleichzeitig verlassen.

HEUSSER (1956) glaubte anfangs, daß die Kröten durch einen endogenen Jahresrhythmus unabhängig von Außenfaktoren nur mit wenigen Unterschieden fast auf den Tag genau wandern müßten, nimmt aber jetzt an (briefliche Mitteilung), daß die Wanderung in eine sensible Phase, eine Zugdisposition, fällt, innerhalb der die Kröten sich an jeweils herrschende Witterungsverhältnisse anpassen können. JUNGFER hatte schon 1943 den Zusammenhang zwischen Krötenwanderungen und

den herrschenden Witterungsverhältnissen aufgezeigt. Erst wenn im Frühjahr die Lufttemperaturen nicht mehr unter den Gefrierpunkt fielen, begannen die Kröten zu wandern. Eine vergleichbare Beziehung zwischen der Lufttemperatur und der Stärke der Wanderungen ist auch in meinen Beobachtungen zu erkennen. In Abb.2 gibt die Temperaturkurve die Tagesmittelwerte an (Messungen der Wetterwarte Göttingen), die, wie Vergleichsmessungen im LIETH gezeigt haben, annähernd ($\pm$1-2°C) den Temperaturen gleichen, die zu Beginn der abendlichen Laichwanderungen im Untersuchungsgebiet herrschten. Liegt die Temperatur nur wenige Grad über dem Nullpunkt, so fangen die Tiere beim Anbruch der Dunkelheit gar nicht erst zu wandern an; fällt sie erst im Laufe des Abends stark ab, so stellen sie die Wanderungen bald ein und graben sich wieder im Boden ein. Der Grenzwert liegt offensichtlich bei 4°C, dem Kältestarrpunkt für Amphibien, doch habe ich auch einzelne Tiere bei Temperaturen um 0°C wandern sehen; die Körpertemperaturen dieser Tiere lag dann jeweils zwischen +1 und +2°C. Bei Temperaturen über 6°C herrschte immer reger Wanderbetrieb.

1) Einfluß der Bodentemperaturen auf den Beginn der Laichwanderungen

Obwohl die Lufttemperatur die Stärke der täglichen Wanderungen beeinflußt, so ist sie trotzdem nicht der einzige Faktor, der die jährlichen Wanderungen auslöst. Im Herbst gräbt sich die Erdkröte in ihrem Sommerrevier in den Boden ein und fällt in eine Kältestarre. In einer Tiefe, die annähernd mit der Frostgrenze des Bodens übereinstimmt, überwintert sie bis zum kommenden Frühjahr. Da sie im Frühjahr in der Erde die Änderung der Tageslängen nicht optisch registrieren kann, müssen andere "Aufweckfaktoren" wirksam sein. Wie meine Daten zeigen, scheint der Anstieg der Bodentemperaturen im Frühjahr der auslösende Faktor für den Beginn der Wanderungen zu sein. Abb.15 zeigt den Verlauf der Bodentemperaturen bis zu 1 m Tiefe während der untersuchten Laichperioden. Den Beginn und die Stärke der Wanderungen geben

die Blockdiagramme wieder. Die Messungen der Bodentemperaturen stammen von der Wetterwarte Göttingen und geben den Tagesmittelwert (Mittel von je drei Messungen) an in 2,5,1o,2o,5o und 1oo cm Tiefe. Diese Werte sind zwar denen im Untersuchungsgebiet LIETH nicht absolut gleichzusetzen, jedoch ergaben Vergleichsmessungen im LIETH im Frühjahr 1964 keine großen Abweichungen gegenüber den Messungen der Göttinger Wetterwarte; die Werte sind durchweg im LIETH nur etwas niedriger (Abb.16). Gemessen wurde im LIETH: a) im Buchenhochwald und b) am Waldrand in Nähe des "Badeteiches" in 5,1o,2o,3o und 5o cm Tiefe zwischen $2o^{oo}$ und 22^{oo} Uhr, d.h. mit Beginn der abendlichen Wanderungen.

Der Verlauf der Isothermen zeigt deutlich, daß die Erdkröten mit ihren Wanderungen beginnen, wenn die 4-5°C Grenzen tief in den Boden hinabreichen. Dies kommt sehr gut in den Diagrammen der Jahre 1962-64 zum Ausdruck. Im Frühjahr 1964, als die Wanderphase durch einen Kälteeinbruch unterbrochen wurde, trat dies sogar zweimal auf. Im Frühjahr 1961 war die Situation anders: Nach einem nicht sehr kalten Winter hatte das Frühjahr zeitig begonnen. Seit der ersten Februarhälfte herrschten im Erdboden bis 1oo cm Tiefe Temperaturen um 5°C, bei der die Kröten schon hätten laufen müssen. Die Wanderungen begannen aber erst, als um den 1o. März herum die 6°-Grenze sehr schnell tief in den Boden vordrang. Ob bereits in der warmen Phase Ende Februar die ersten Kröten unterwegs waren, läßt sich nicht sagen, da ich zu diesem frühen Zeitpunkt noch nicht mit Tieren gerechnet hatte und keine Beobachtungen machte. Vor dem 9. März jedoch waren keine Tiere in den Teichen.

Dieser für die Bodentemperaturverhältnisse späte Beginn der Wanderungen deutet darauf hin, daß nicht allein die absoluten Bodentemperaturen die Wanderungen aktivieren. Die zusagende Temperatur muß offensichtlich in einer bestimmten sensiblen Phase, wie sie HEUSSER schon angenommen hatte, einwirken. Dies läßt einen endogenen Jahresrhythmus ver-

muten, der in einer bestimmten Phase die Tiere dazu bereit macht, bei entsprechenden Außenbedingungen auf Wanderschaft zu gehen. Möglicherweise ist dazu der winterliche Kälteschock unerläßlich. Ende Oktober-Anfang November haben sich die Erdkröten in ihre Winterquartiere zurückgezogen und in den Boden eingegraben. In dieser Zeit liegt aber die Bodentemperatur noch weit über der frühjährlichen "Aufwecktemperatur". Sie sinkt auf Werte unter 5°C, je nach Wetterlage, in 10 cm Tiefe erst Ende November,- Anfang Dezember, in 50 cm Tiefe erst Anfang bis Mitte Dezember (Messungen der Göttinger Wetterwarte). Auf einen endogenen Jahresrhythmus weisen auch Beobachtungen hin, wonach bei Erdkrötenmännchen, die unter konstanten Bedingungen im Terrarium gehalten wurden, bereits Anfang Januar die Brunftschwielen zu schwellen begannen und Mitte bis Ende Februar die stärkste Phase der Brunft erreicht war. Danach klang sie sehr schnell wieder ab.

HEUSSER (1958a) weist darauf hin, daß die Laichdaten benachbarter Laichplätze um mehrere Tage voneinander abweichen können. An den von mir beobachteten Plätzen traten solche Abweichungen nicht deutlich auf, jedoch fand ich die ersten anwandernden Kröten jedesmal am "Badeteich", die letzten aber am "Ententeich". Temperaturunterschiede zwischen den beiden Teichen konnte ich nicht feststellen, jedoch fanden sich die letzten winterlichen Eisreste stets im "Ententeich". Die Tiere der einzelnen Laichplatzpopulationen müssen demnach auf verschiedene Temperaturwerte, die nur gering voneinander abweichen können, geprägt sein, denn ihre Winterquartiere haben beide Populationen in den gleichen Biotopen. Den Einzugsbereich der Laichplätze im LIETH schätze ich auf ca. 1500 m im Umkreis, ein Areal, in dem sich die Erwärmung des Bodens unterschiedlich schnell vollziehen wird, je nach Sonneneinstrahlung. Nord- oder Südlage usw.. Schon meine Messungen der Bodentemperaturen an zwei nur 50 m voneinander entfernt liegenden Stellen weisen Abweichungen von ± 1°C auf (Abb.16). Diese kleinklimatischen

Unterschiede zwischen den Biotopen bewirken offensichtlich die zeitlichen Verschiebungen der Wanderdaten.

2) Die tagesperiodische Aktivität der Erdkröte während der frühjährlichen Laichperiode.

Mit Anbruch der Dunkelheit beginnt die abendliche Wanderung der Erdkröten. Waren vorher keine Kröten auf den Wegen zu finden, so tauchen sie jetzt schlagartig aus ihren Verstekken auf, in die sie sich bei Tagesanbruch zurückgezogen hatten, und setzten ihre unterbrochene Wanderung fort. Wahrscheinlich ist der Beginn der Wanderung an einen bestimmten Dämmerungsgrad gebunden, denn in der sehr frühen Laichzeit Anfang März 1961 begannen die Kröten schon gegen 19^{15} Uhr zu wandern, in den darauffolgenden "späten " Jahren, Anfang bis Mitte April, zeigten sich die Tiere immer frühestens kurz vor 20^{00} Uhr. Diese Zeiten liegen immer ungefähr eine dreiviertel Stunde nach Sonnenuntergang. (Sonnenuntergang für Göttingen: 1o. März - 18^{15} Uhr; 1o.April - 19^{07} Uhr) HEUSSER (1958a) gibt für die Laichgewässer in der Umgebung von Zürich 19^{20} Uhr als abendlichen Wanderbeginn an.

Die nächtliche Wanderaktivität der Erdkröte dauert bis in die frühen Morgenstunden hinein; dann hört das Wandern auf, und die Tiere graben sich dort, wo sie sich gerade befinden, in die Erde ein, auch kurz vor dem Ziel. Während nach JUNGFER (1943) zur Zeit der Laichwanderungen Kröten zu jeder Tageszeit in der Nähe des Laichplatzes zu finden sind, weist (HEUSSER (1958) darauf hin, daß sich das Wandern während der Wanderperiode ausschließlich in der Nacht abspielt. Doch könne man vor allem Weibchen, die während der Paarungsphase noch immer wandern, auch tagsüber antreffen. Ich selbst konnte an den Teichen im LIETH beobachten, daß zum Ende der Wanderphase vorwiegend Weibchen auch zur Mittagszeit wanderten, sich aber am späten Nachmittag bis zum abendlichen Wanderbeginn wieder verbargen.

Im Frühjahr 1963 untersuchte ich in einer Apparatur zu Registrierung der lokomotorischen Aktivität die tagesperiodische Aktivität der Erdkröte in verschiedenen Phasen in Laichperiode. Die Geräte standen im Untersuchungsgebiet in der Nähe der Laichplätze (W in Abb.1) im Freien; die Tiere waren in den Aktographen den natürlichen Witterungsbedingungen ausgesetzt.

a) Methoden der Registrierung

In Abb.17 ist die Registrierapparatur schematisch dargestellt: In einem galgenförmigen Holzgestell (G) steht frei beweglich durch den Mittelstab (M) gelagert die Rundwippe (W) von 60 cm Durchmesser. Auf dem Mittelstab ist oben ein kleines Kugellager (Ku) befestigt, das in dem sechseckigen Ausschnitt der Kontaktplatte (K) mit den Bewegungen der zentral gelagerten Wippe umläuft. Die Wippe trägt außen einen Rand aus PVC-Folie von 8 cm Höhe und ist in der Mitte in sechs radiäre Kammern unterteilt, so daß die Kröte sich nur im äußeren Teil der Wippe bewegen, jedoch jederzeit in einer der Kammern unterschlüpfen kann. Ein Deckel aus Stoffgaze deckt die Wippe oben ab. Der Boden ist mit feuchtigkeitshaltendem Schaumstoff ausgelegt. Die Kontakte der Seiten des Sechseckes in der Kontaktplatte sind an den einen Pol eines Stromkreises (24 V Gleichstrom) geschaltet, das umlaufende Kugellager auf dem Mittelstab an den anderen. Bewegt sich die Wippe, jedoch ohne sich zu drehen, so läuft das Kugellager aus der einen Ecke des Sechseckes in die nächste und schließt dabei über den Kontakt auf der Sechseckseite den Stromkreis. Die Stromimpulse bestätigen über ein vielpoliges Kabel die Zählrelais (Telephon-Gesprächszähler der Deutschen Bundespost); die Zahlenwerte werden stündlich automatisch mit einer ROBOT-STAR II Kamera photographiert. Um etwaige Richtungstendenzen der Tiere in der Wippe zu erkennen, war jedem der sechs Kontakte ein eigenes Zählrelais zugeordnet; ein siebentes registrierte als Summenralais die Impulse aller sechs Kontakte.

Rund 7oo m südwestlich der Teiche im LIETH stellte ich in einem kleinen freien Teil des Waldes fünf solcher Aktivitätswippen auf (Abb.18a,b). Die Zählrelais und die Registriervorrichtung waren im Keller eines 5o m entfernten Hauses untergebracht (Abb.d).Die Wippen waren nach Westen hin durch Blenden gegen starken Wind abgeschirmt. Eine Windempfindlichkeit der Wippen ließ sich in einem Leerlaufversuch nicht feststellen.

Die Aktivitätsdiagramme (Abb.19-21) geben die absoluten Meßwerte wieder, d.h. die Anzahl der Impulse je Stunde (Imp/h). Als Nacht (schraffierte Strecken) gilt in den Diagrammen die Zeit von Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang.

In den Aktivitätsdiagrammen sind einzelne Blöcke in den Maxima unterbrochen gezeichnet; die Aktivitätswerte dieser Stunden liegen über den Grenzen meines Auswerteschemas, sie sind für die Beurteilung des Aktivitätsmusters nicht unbedingt notwendig. In Tab.5 sind sie getrennt aufgeführt.

Tab.5 Meßwerte zur Aktivitätsregistrierung

Wippe	Datum	Uhrzeit	Imp/h
LW-Tiere			
I	13.4.	13^{00}	148
		14^{00}	122
II	9.4.	12^{00}	141
		21^{00}	234
		24^{00}	155
	1o.4.	1^{00}	2o7
		2^{00}	171
		$1o^{00}$	4o5
		11^{00}	327
		12^{00}	122
		13^{00}	148
III	1o.4.	2^{00}	138
IV	12.4.	11^{00}	153
	14.4.	17^{00}	147
		18^{00}	26o
		19^{00}	19o
T-Tiere			
I	16.4.	22^{00}	131
IV	15.4.	21^{00}	192
	16.4.	22^{00}	343
	17.4.	12^{00}	187
		21^{00}	14o

Während der Laichperiode 1963 prüfte ich vom 8.-14.4. zu den Teichen anwandernde Erdkröten (LW-Tiere); vom 14.-19.4. Erdkröten aus den Teichen, die ihre Laichplätze

schon erreicht hatten (T-Tiere) und vom 19.-26.4., gegen Ende der Laichzeit, abwandernder Erdkröten (AW-Tiere). Da eine Wippe (Nr.V) mehrmals unzuverlässig funktionierte und wiederholt Tiere aus ihr ausgebrochen waren, sind ihre Daten nicht verwertet worden. Bei den AW-Tieren konnte ich nur die Registrierungen von drei Wippen auswerten.

b) Die Befunde

In den Aktivitätsbildern (Abb.19, 2o, 21) fallen neben den erwarteten nächtlichen Aktivitätsmaxima die zum Teil sehr starken Aktivitätsschübe um die Mittagszeit auf. Die nächtliche Aktivität beginnt nach Sonnenuntergang und endet vor Sonnenaufgang, d.h. ebenso, wie es die Beobachtungen an den Teichen ergaben. Deutlich prägt sich die Abhängigkeit der Aktivität von den Außentemperaturen aus: sinken diese nachts stark ab, z.B. in den Nächten zum 9./14./19./23./24. April, so erniedrigt sich auch die Aktivität der Tiere und erlischt ganz. Die kritische Temperatur scheint auch hier wieder etwa 4°C zu sein.

Während der Beginn der abendlichen Aktivität durch einen bestimmten Dämmerungsgrad bestimmt ist, scheint der Beginn der mittäglichen Aktivität variabelzu sein. Offenbar wirkt hier der Temperaturanstieg nach den frühmorgendlichen Tiefstemperaturen auslösend. Deutlich ist dies bei den LW-Tieren am 1o./12./13./14. April zu sehen (Abb.19); an den ersten beiden Tagen, 1o. und 12.4., war die Aktivität am Vormittag ausgeprägt, am 13.4. jedoch, als die Temperatur erst zur Mittagszeit anstieg, lag das Maximum der Aktivität am frühen Nachmittag.

Vergleicht man den Verlauf der Tagesaktivität der drei Gruppen, so fällt auf, daß das Mittagsmaximum, das sich bei den LW-Tieren sehr stark ausprägt, immer schwächer wird und bei den AW-Tieren nur noch vereinzelt in Erscheinung tritt. Deutlich ist dieser Rückgang in Abb.22,die die Sum-

menkurven der drei getesteten Gruppen wiedergibt; dabei sind jeweils drei Tage ausgewählt, an denen der Temperaturgang einigermaßen vergleichbar war und die Nachttemperaturen nicht viel unter 4°C fielen.

Tab.6 Tagesperiodische Aktivität von drei Gruppen Bufo bufo L. während der Laichperiode. Zusammenfassung von je drei Versuchstagen pro Wippe.

Nr.	Versuchs-Gruppe	Datum	Gesamtzahl der Tage	Tagesmittelwert Imp/Tag
a	LW	1o.-12.4.	11+	564
b	T	16.-18.4.	12	389
c	AW	2o.-22.4.	9	218

+Wippe Nr. I nur 11./12.4.

Das Maximum der LW-Tiere ist weit höher als das der nächtlichen Aktivität. Bei den T-Tieren erniedrigt es sich zu zwei kleinen Nebenmaxima und verschwindet bei den AW-Tieren fast ganz; hier dominiert eindeutig das Nachtmaximum. Die Aktivitätsminima fallen dagegen bei allen drei Gruppen in die gleiche Zeit nach Sonnenaufgang, bzw. vor Sonnenuntergang. Zusammen mit dem Mittagsmaximum verändert sich auch die Tagesgesamtaktivität: Bei den LW-Tieren liegen die Spitzenwerte bei 5o-7o Imp/h, bei den AW-Tieren jedoch nur noch bei 3o Imp/h. (Vergl. Tab.6, letzte Spalte)

3) Die tagesperiodische Aktivität der Erdkröte in konstanten Laboratoriumsbedingungen.

a) Sommertiere

Im Sommer 1963 prüfte ich die Erdkröten im normalen 12/12 stündigen Tag sowie im 8/16 stündigen Langtag unter konstanten Laboratoriumsbedingungen in einem abgeschlossenen Raum des alten Tierstalles des Zoologischen Institutes Göttingen.

Das Registriergerät stand in einem Nebenraum. Um die Luftfeuchtigkeit konstant zu halten, war der Boden des Raumes dick mit einer Schicht aus Sand und Torf bedeckt, die durch eine Schlauchleitung ständig gut feucht gehalten wurde. Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 85 und 95%; die Beleuchtungsintensität betrug in den Wippen 12o-15o lx. Die Temperatur konnte in dem Raum nicht völlig konstant gehalten werden; sie lag im Sommer zwischen 17 und 25°C und glich sich den großräumigen Schwankungen der Außentemperatur an. Die täglichen Schwankungen betrugen jedoch nie mehr als 2°C. Die Wippen wurden alle 2-3 Tage zu unterschiedlichen Tageszeiten mit einem Wasserzerstäuber befeuchtet; das Besprühen beeinflußte den Aktivitätsverlauf nicht. Während der Versuchszeit blieben die Tiere ohne Nahrung.

In Abb.24a ist die Summenkurve von 5 Erdkröten unter Normaltag-Bedingungen (12/12 h Tag, 6^{00}-18^{00} Uhr Licht) in der Zeit vom 11.-3o.7. 1963 dargestellt; in Abb.24b die Summenkurve von 5 Erdkröten unter Langtag-Bedingungen (16/8 h Tag, 4^{00}-$2o^{00}$ Uhr Licht) in der Zeit vom 24.8.-3.9.1963. Daraus läßt sich zweierlei entnehmen:

1) Die Aktivität der Sommer-Tiere ist zweigipflig (Bigeminus) und die Lage ihrer Maxima unterscheidet sich grundsätzlich vom Aktivitätsverlauf während der Laichzeit. Während die LW-Tiere durchaus nachtaktiv und außerdem mittagsaktiv waren, sind es die Sommer-Tiere bei Tagesbeginn und kurz vor Anbruch der Nacht. Umgekehrt liegen die Aktivitätsminima dort, wo bei den LW-Tieren die Maxima lagen. Zwischen Normaltag- und Langtag-Tieren bestehen, wie Abb.24 zeigt, keine grundsätzlichen Unterschiede: der längeren Hellphase entsprechend liegen bei Langtag-Tieren die beiden Maxima weiter auseinander, das Aktivitäts-Minimum um Mitternacht ist nicht so stark ausgeprägt.

2) Die Tagesaktivität der Sommer-Tiere liegt weit unter den vergleichbaren Werten der Laichzeit. Die Stundenwerte der Maxima erreichen im Mittel gerade 8 Imp/h, bei den AW-Tieren lagen sie immerhin noch um 3o Imp/h. Die Tages-

mittelwerte für Sommertiere betragen im Normaltag 46,9 Imp., im Langtag 78,o Imp.

Diese Werte gelten jedoch mit einigen Einschränkungen; oft kam es vor, daß einzelne Kröten mehrere Tage hintereinander ohne sich zu bewegen in den Wippen saßen und dann plötzlich für ein bis zwei Tage eine starke Aktivität entfalteten. Danach bleiben sie dann wieder einige Tage lang mehr oder weniger bewegungslos. Außenfaktoren können dieses Verhalten kaum ausgelöst haben, da die Phasen starker Aktivität bei den einzelnen Tieren nicht in die gleiche Zeit fielen.

b) Laichwandernde Tiere

Während der Laichzeit 1964 prüfte ich in den Wippen unter den gleichen Bedingungen wie oben die Sommer-Tiere laichwandernde Erdkröten (LW-Tiere) aus dem LIETH im Normaltag (12/12 h). Da längeres Halten der Tiere in den Wippen im Herbst, Winter und Frühjahr Schwierigkeiten bereitet, konnte ich die einzelnen Tiere nur immer 2-3 Tage in den Aktivitätswippen belassen und mußte sie gegen Frischfänge auswechseln.

Abb.25 gibt die Summenkurve von fünf Aktivitätswippen in der Zeit vom 26./27.3. und 11.-16.4.1964 wieder. Die Raumtemperatur betrug 12°C, die relative Luftfeuchtigkeit 85%.

Unter den Laboratoriumsbedingungen sind die Aktivitätsmaxima der LW-Tiere nicht so stark ausgeprägt wie im Freiland (vergl. Abb.19 und 22), jedoch stimmt das Aktivitätsmuster in den Grundzügen überein; der Hauptanteil der Aktivität liegt auch hier zur Nachtzeit, das Mittagsmaximum dagegen ist nur schwach ausgebildet. Das Ausbleiben der Mittagsaktivität mag damit zu erklären sein, daß bei konstanten Temperaturbedingungen die auslösende Wirkung des Temperaturanstieges am Vormittag fehlte. Die Tagesgesamt-

aktivität war nicht so hoch wie im Freiland, jedoch lag sie bedeutend höher alsbei Sommer-Tieren unter den gleichen Versuchsbedingungen. Im Maximum liegen die Stundenwerte mit 16 Imp/h doppelt so hoch wie bei den Sommertieren. Der Tagesmittelwert der LW-Tiere unter konstanten Bedingungen betrug 132,5 Imp.

Diskussion

Orientierungsleistungen von Tieren, die sich aus relativ großer Entfernung aus unbekanntem Gelände nach einem bestimmten Ziel orientieren (Heimkehr von Brieftauben usw.) lassen sich nicht allein auf eine Sonnen- oder Sternkompaßorientierung zurückführen, obwohl diese mitbeteiligt sein können. Über die richtenden Kräfte und die beteiligten Sinnesorgane wissen wir z.Z. noch nichts. SAUER (1957, 1960) faßt die Orientierung nächtlich ziehender Vögel als eine reine Sternenkompaßorientierung auf, jedoch weisen die Versuche FROMMES (1961) darauf hin, daß die Zugrichtung auch im abgeschlossenen Raum ohne Sternensicht eingehalten werden kann. Zwar zieht PERDECK (1963) auf Grund eigener Versuche und einer kritischen statistischen Betrachtung der Zahlenwerte FROMMES diese Befunde in Zweifel, jedoch lassen auch Befunde anderer Autoren (GERDES 1962) diese Möglichkeit durchaus offen.

Was die Amphibien betrifft, so stellte FERGUSON (1963) fest, daß Heuschreckenfrösche (Acris gryllus) senkrecht auf ihr Heimatufer zuschwimmen, wenn man sie im Wasser aussetzt, und daß sie sich dabei nach dem Stand der Sonne, des Mondes und der Sterne orientieren. Bei bedecktem Himmel sind sie desorientiert. Da sie nach Verfrachtung über größere Entfernungen im Versuch die ursprüngliche Richtung auf das Heimatufer beibehalten und nicht die wirkliche Heimrichtung wählen, erlaubt eine solche Orientierungsweise den Fröschen wohl, sich im engen Bereich des Heimatreviers zu bewegen, jedoch ist eine Rückkehr verfrachteter Tiere nicht, wie es FERGUSON annimmt, allein auf diesen Orientierungsmechanismus zurückzuführen. Hier spielen offensichtlich ebenfalls noch unbekannte Faktoren eine Rolle.

Bei den Laichwanderungen der Erdkröte ließen bereits die Freilandbeobachtungen und die Befunde der Verfrachtungs-

versuche von JUNGFER und HEUSSER vermuten, daß sich die Erdkröte Bufo bufo L. auf ihrer Wanderung zum Laichplatz ebenfalls nach Faktoren orientiert, die bisher nicht bekannt seien und sich nicht ohne weiteres analysieren lassen würden. Nach meinen Vorversuchen im Frühjahr 1961 (Laufversuche im abgeschlossenen Raum Nr. 4o und auf dem flachen Dach des Zoologischen Institutes) sowie den relativ guten Versuchsergebnissen schien zunächst eine Klärung dieser Orientierungsfähigkeit in greifbare Nähe gerückt.

Diese Hoffnung erfüllte sich in den nächstfolgenden Untersuchungsperioden leider nicht, da die Kröten in der neuen transportablen Versuchsarena zwar zum Teil sehr deutliche Richtungstendenzen erkennen ließen, jedoch nur selten in die erwartete Richtung zum Laichplatz liefen. Eine einheitliche Richtung für das gesamte Untersuchungsgebiet ließ sich ebenfalls nicht feststellen. Da auch die Befunde des Frühjahres 1964, wo in den Versuchen möglichst alle störenden Faktoren ausgeschaltet waren, die früheren Befunde weitgehend bestätigten, ist anzunehmen, daß hier Fehler der Versuchsapparatur die Ergebnisse nicht weitgehend beeinflußten. Wir müssen daher diese Befunde als den Ausdruck einer spontanen Richtungswahl der Tiere zu der gegebenen Zeit, an dem gegebenen Ort und in der betreffenden Versuchsanordnung ansehen. Die Beurteilung der Befunde wird noch dadurch erschwert, daß, wie verschiedenen Beobachtungen zeigten, offensichtlich auch tageszeitliche und Temperaturfaktoren bei der Richtungswahl eine Rolle spielen. (Vergl. Versuch Nr. 5-1962, Umschlag der Richtungsläufe um 18o°C).

Richtungsläufe in "sinnlose" Richtungen fand BOVET (196o), im Gegensatz zu LINDENLAUB (196o), bei seinen Versuchen mit verfrachteten Mäusen. Diese Richtungen standen in keinerlei Beziehung zur erwarteten Heimrichtung. In neueren Versuchen fand BOVET (1962) bei in verschiedenen Richtungen gefangenen und an einem zentralen Ort aufgelassenen

Mäusen eine gesicherte Fluchtrichtung aller Tiere nach Süden. Trotzdem waren an den Heimatorten in anderen Himmelsrichtungen die Wiederfänge nur wenig geringer als im Süden. Ebenso weisen Abflugrichtungen aufgelassener Brieftauben nicht unbedingt in Richtung des Heimatschlages, obwohl auch hier die Heimkehrleistungen in keiner Weise schlechter werden. Hier zeigen einige Auflaßorte ortsspezifische Abflugrichtungen, die bei jeder Auflassung von den Brieftauben eingehalten werden.

Auf Seite 22 habe ich bereits darauf hingewiesen, daß bei meinen Untersuchungen an einem Standort die Erdkröten in verschiedenen Laufserien immer die gleiche Richtung (Südost) einhalten (Abb.6 u. 7; Standort XII), während sie an einem anderen Ort (Standort I) stets stark streuten. Möglicherweise liegen auch hier standortsspezifische Richtungstendenzen vor. Das vorliegende Untersuchungsmaterial reicht für eine weiterführende Analyse jedoch nicht aus.

Sind standortsspezifische Richtungsfaktoren beteiligt, dürften sie, wie unsere Befunde zeigen, in der Versuchsapparatur verstärkt zur Geltung kommen, da alle anderen Orientierungsmöglichkeiten hier entfallen. An den einzelnen Standorten vorbeiwandernde Erdkröten waren niemals desorientiert, vielmehr wanderten sie stets zielgerichtet auf die Laichplätze zu. Beobachtet man wandernde Erdkröten im Gelände, so gewinnt man den Eindruck, daß diesen Tieren die Richtung ihres Zieles genau bekannt sein muß, denn es ist erstaunlich, wie zielsicher sie selbst dichtes Gestrüpp durchkriechen und große Hindernisse überwinden. Es scheint einem, als zöge ein unsichtbarer Faden die Tiere zu ihrem Laichplatz. Die Beobachtungen von KREH (1938) und HEUSSER (1960; 1964), daß trockengelegte und hoch aufgeschüttete Laichplätze im nächsten Frühjahr wieder von Kröten mit einer Genauigkeit von wenigen Metern aufgesucht werden, sowie die Wiederfänge geblendeter Molche an ihrem Fangort im nächsten Jahr (TWITTY, 1959), lassen vermuten, daß wir es hier mit

besonderen ortsspezifischen, orientierenden Faktoren zu tun haben, die auch über größere Entfernungen richtend wirken. Die Fähigkeit der Erdkröte, zwei benachbarte Laichplätze zu unterscheiden, (vergl. Zweirichtungsversuch bei HEUSSER 1964) weist darauf hin, daß den einzelnen Orten ganz bestimmte"Werte" zukommen müssen, "Richtungswerte", die nur einem eng begrenzten Raum eigen sein können. Diese müssen sich von allen anderen "Ortswerten" unterscheiden und dürfen sich über einen langen Zeitraum hin nicht verändern, da die Kröten ihren Laichplätzen über viele Jahre treu bleiben. Für Molche (Taricha rivularis) stellte TWITTY (1959) eine Laichplatz-Treue über viele Jahre in einem Fluß fest.

Ein spezifischer "Ortswert" , der auch einem eng begrenzten Raum eigen sein kann, ist der Geruch. Je nach Witterungsverhältnisse wäre auch über größere Entfernungen eine geruchliche Orientierung für die Erdkröte denkbar, jedoch zeigen meine Versuche mit der Laichplatzattrappe (künstlicher Teich" sehr deutlich, daß geruchliche Faktoren für das Richtungsfinden wandernder Erdkröten offensichtlich keine Bedeutung haben. Zu der selben Annahme kommt auch HEUSSER (1964) auf Grund eigener Versuche mit Erdkröten, denen er die Nasenlöcher verstopft oder die Bulbi olfactorii durchtrennt hatte, und deren Orientierungsleistungen kaum schlechter waren als die unbehandelter Kontrolltiere.

Ebenso ist das Magnetfeld der Erde aus diesen Betrachtungen auszuschließen, da die Isogonen (Linien gleicher Mißweisungen) in Mitteleuropa jährlich um etwa 2o km nach Westen wandern und dieser "Ortswert" in jedem Jahr verschieden ist. Außerdem zeigen Versuche von NEUHAUS (1949;195o) an Mäusen, daß starke Elektromagneten keine Desorientierung der Richtungsläufe bewirken.

Die Beobachtungen, daß Zugvögel in der Nähe von Rundfunksendern und Radar-Stationen oft stark in ihrer Orientierung

gestört sind sowie die Befunde von FROMME (1961) an gekäfigten Zugvögeln in der Abschirmung eines Faraday-Käfigs lassen die Wirkung elektromagnetischer Felder und Wellen vermuten, obwohl GERDES (1962) bei Möven keinerlei Wirkung der Abschirmung feststellen konnte. Ob in diesen Fällen der richtende Faktor wirklich abgeschirmt oder im Bereich starker elektromagnetischer Felder überlagert bzw. zerstört wird, ist unbekannt, möglicherweise wird auch nur das gesamte Verhalten, und damit auch die Fernorientierung der Tiere gestört. Völlig unklar bleibt weiterhin die Frage, wieso benachbarte Orte unterschiedliche spezifische "Werte" haben sollen und auf welche Weise diese über große Entfernungen unterschieden werden können.

Bei vielen Untersuchungen über das Fernorientierungsvermögen der Tiere tritt wiederholt eine bisher nicht zu erklärende Erscheinung auf, eine 180° - Tendenz (Gegenrichtung) der Richtungsläufe. Sehr stark ist sie bei GERDES' Versuchen an Möven. Die Erdkröten zeigten in einigen Laufserien ebenfalls dieses Verhalten.

Die Prägung der Erdkröte auf die ortsspezifischen "Werte" ihres Laichplatzes muß während ihrer Entwicklung im Wasser erfolgen. Zu welchem Zeitpunkt ihrer ontogenetischen Entwicklung und in welcher sensiblen Phase diese Ortsprägung geschieht, ist nicht bekannt (vergl. PRECHT u. LINDENLAUB, 1954). Betrachtet man jedoch die einzelnen Stadien der Entwicklung vom Laich bis zur metamorphisierten Jungkröte, so gibt es nur zwei Stadien, in denen diese Prägung möglich wäre. Sie kann während der Ontogenese bis zur Larve am Laichplatz der Elterntiere erfolgen, oder zu dem Zeitpunkt, an dem die junge Kröte das Wasser verläßt und in die nähere oder weitere Umgebung des Teiches abwandert. In der Zwischenzeit ist eine Ortsprägung nicht wahrscheinlich, da die Kaulquappen im Sozialverband des Schwarmes in Abhängigkeit von der Wassertemperatur große Wabderungen in den Teichen unternehmen, die weit über die eigentlichen Laichplätze hinaus gehen (RÜHMEKORF, 1958). Abb.26 zeigt einen solchen Schwarm

Erdkröten-Kaulquappen beim Durchqueren des "Ententeiches". Bei einem solchen Verhalten ist in dieser Zeit eine Ortsprägung von solch großer Genauigkeit, wie sie HEUSSER auf den zugeschütteten Laichplätzen nachweisen konnte, kaum möglich.

Die Laichplatztreue der Erdkröte und die dadurch bedingte Inzucht innerhalb einer Population begünstigt unter Umständen in Bildung lokaler Rassen, die im Laufe der Zeit in einigen Verhaltensweisen differieren können. So werden die unterschiedlichen Laichdaten benachbarter Populationen Anpassungen an die ökologischen Verhältnisse der Laichplätze sein. Ebenso können die sich widersprechenden Beobachtungen einiger Autoren auf regional unterschiedliches Verhalten der einzelnen Populationen zurückzuführen sein. So weist JUNGFER (1943) darauf hin, daß während der Laichwanderungen den ganzen Tag über wandernde Erdkröten in der Nähe der Teiche anzutreffen seien, während HEUSSER ausdrücklich nur von nächtlich wandernden Kröten spricht, mit Ausnahme vereinzelter mittags wandernder Weibchen zum Ende der Wanderphase. Bei den von mir untersuchten Krötenpopulationen wanderten einige Tiere auch am frühen Nachmittag, die Aktivitätsmessungen jedoch weisen bei laichwandernden Erdkröten ein sehr starkes Mittagsmaximum der Aktivität auf.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität laichwandernder Erdkröten stehen im Gegensatz zu den Befunden JUNGFERS, der für diese Tiere eine Daueraktivität von 24 h angibt. Längere Aktivitätsphasen als 12 h hintereinander traten bei mir nicht auf, sie wurden stets durch eine Phase oft völliger Ruhe am frühen Morgen oder vor Sonnenuntergang abgelöst. Während der gesamten Laichperiode ändert sich das Aktivitätsmuster der Kröten; die Mittagsaktivität, bei den LW-Tieren als Hauptmaximum ausgeprägt, verringert sich zu einem unbedeutenden Rest bei den AW-Tieren. Dieser Gipfel erscheint mir in seiner zeit-

lichen Lage äußerst labil, da er je nach den herrschenden Temperaturverhältnissen mehr vormittags oder nachmittags auftreten kann. In den konstanten Bedingungen des Laborversuches tritt er überhaupt nicht in Erscheinung. Offensichtlich müssen hier an jedem Tag äußere Faktoren, Temperaturanstieg am Vormittag, auslösend wirken.

Das Aktivitätsmuster der Erdkröte im Sommer unterscheidet sich von dem der Frühlingstiere grundsätzlich, es ist vom Typ eines "Bigeminus", seine Gipfel liegen bei Tagesbeginn und kurz vor Anbrudh der Nacht, die Ruhephasen zur Mittagszeit und um Mitternacht sind sehr stark ausgeprägt. Diese jahreszeitlich unterschiedlichen Aktivitäten bei der Erdkröte zeigen deutlich, daß bei der Beurteilung tagesperiodischer Aktivitäten der physiologische Zustand der Tiere unbedingt berücksichtigt werden muß.

Es ist nicht bekannt, wie der Übergang von der Laichzeit- zur Sommer-Aktivität erfolgt. Da in diesem Zeitraum nach der Laichperiode die physiologische Umstellung von der Winterstarre zur normalen sommerlichen Lebensweise erfolgt und die Tiere erstmalig nach 5-6 Monaten wieder zu fressen beginnen, ist es denkbar, daß sich auch das gesamte Aktivitätsmuster auflöst und zu der Sommerform neu gebildet wird. Es ist jedoch auch möglich, daß die beiden zur schwach angedeuteten Gipfel der Nachtaktivität verstärkt und auseinander gerückt werden.

Zur Klärung dieser Fragestellung sind weitere Untersuchungen notwendig, die dann sicher auch erkennen lassen, welches Muster als das angeborene Grundmuster der Aktivität bei der Erdkröte anzusehen ist.

Zusammenfassung

1) Die Erdkröte Bufo bufo L. zeigt bei ihrer Wahl des Laichplatzes eine große Standortstreue. In jedem Frühjahr wandert sie über große Entfernungen zielgerichtet auf diesen Platz zu. Auch nach Verfrachtung in eine andere Richtung kehrt sie zu ihrem Laichplatz zurück.
In vier aufeinanderfolgenden Frühjahren (1961-64) wurde während der Laichzeit das Wanderverhalten der Erdkröte an zwei benachbarten Teichen beobachtet. Die Befunde werden mit Befunden anderer Autoren verglichen.

2) In einem abgeschlossenen, dunklen Raum (65o m vom Laichplatz entfernt) orientiert sich die laichwandernde Erdkröte unter Ausschluß aller für eine Richtungsorientierung verwendbarer Faktoren in Richtung auf ihren angestammten Laichplatz.

3) In einer auf einem Lieferwagen montierten, transportablen Versuchsarena (15o cm Durchmesser) läßt in verschiedenen Richtungen und Entfernungen um den Laichplatz die laichwandernde Erdkröte teilweise sehr starke Richtungstendenzen erkennen, die jedoch nicht immer auf den Laichplatz oder in die ursprüngliche Wanderrichtung weisen.

4) Die Zusammenfassung aller verwertbaren Richtungsläufe in der Versuchsarena, bezogen auf den Laichplatz, läßt eine schwache Richtungstendenz zum Laichplatz hin und von ihm weg erkennen. Faßt man die Richtungsläufe jedoch nach ihrer geographischen Ausrichtung zusammen, so wird eine Bevorzugung der Richtungen sichtbar, die im Kreisumfang 45° auseinander liegen.

5) Nach einer Verfrachtung über 7 km orientiert sich die Erdkröte während der Laichperiode tagsüber unter freiem Himmel annähernd in Richtung auf ihren Laichplatz. Eine

Sonnenkompaßorientierung scheidet aus, da nur während einer Versuchsserie die Sonne schien.

6) Bei Untersuchungen über den Anteil geruchlicher Faktoren bei der Laichplatzorientierung zeigen laichwandernde Erdkröten in einem Windkanal keine Reaktionen bei Zugabe von Wasser aus den Laichplätzen der Versuchstiere.

7) Wandernde Erdkröten lassen sich von einem kleinen künstlichen Teich mit Wasser, Pflanzen und Bodengrund vom Laichplatz dieser Tiere nicht desorientieren, sie ziehen zielgerichtet zu ihrem Laichplatz an ihm vorbei. In den Teich eingesetzte Tiere verlassen ihn bald wieder.

8) Die frühjährliche Erwärmung des Erdbodens wirkt als "Aufweckfaktor" für die Erdkröte in ihrem Winterquartier. Dringen die 4–5°C-Isothermen tief in den Boden ein, so beginnen die Laichwanderungen der Erdkröten.

9) Während der frühjährlichen Laichperiode ist die Erdkröte nachtaktiv, sie beginnt ihre abendliche Wanderung nach Sonnenuntergang und beendet sie in der beginnenden Morgendämmerung. Ein mittägliches Aktivitätsmaximum tritt bei laichwandernden Tieren (LW-Tieren) sehr stark hervor, es verringert sich bei Tieren, die bereits ihren Laichplatz erreicht haben (T-Tiere) und ist bei abwandernden Tieren (AW-Tieren) fast völlig verschwunden. In demselben Maße verringert sich auch die Tagesgesamtaktivität.

10) Während des Sommers ist die Erdkröte dämmerungsaktiv, wobei ein Morgen- und ein Abendmaximum der Aktivität auftreten. Die Aktivitätsminima liegen zur Mittagszeit und um Mitternacht.

Literaturverzeichnis

BARLOW.J.S. 1964 Inertial Navigation as a Basis for Animal Navigation
J.Theort. Biol. 6, 76-117

BOVET, J. 196o Experimentelle Untersuchungen über das Heimfindevermögen von Mäusen.
Z.f.Tierpsychol 17, 728-755

ders. 1962 Influence d-un effet directionnel sur le retour des Mulots fauve et sylvestre (Apodemus flavicollis Melch.et A.sylvaticus L.) et du Campagnol roux (Clethrionomys glareolus Schr.) (Mammalia, Rodentia)
Z.f.Tierpsychol.19, 472-488

EIBL-EIBESFELD,J.195o Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte.
Behaviour 2, 217-237

EISENTRAUT,M. 1944 Zehn Jahre Fledermausberingung
Zool. Anzeiger 144, 2o-32

FERGUSON,D.E. 196o Observations on Movement and Behavior of Bufo fowleri in residential Areas.
Herpetologica 16, 112-114

ders. 1963 Orientation in three species of Anuran Amphibians
Ergebn.Biol.26, 128-134

ders. 1963 A comparative study of homing behavior in three species of Anuran Amphibians.
A finalreport subm. to the Nat. Science Foundation, Mississippi State University

FROMME,H.G. 1961 Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Kleinvögel (Erithacus rubecula,Sylvia communis).
Z.f.Tierpsychol. 18, 2o5-22o

GERDES,K. 1962 Richtungstendenzen vom Brutplatz verfrachteter Lachmöven unter Ausschluß visueller Gelände- und Himmelsmarken.
Z.wiss.Zool. 166, 352-41o

HECHT,G. 193o Winterschlaf und Paarungsdaten deutscher Amphibien
Sitz.Ber.Gesellsch.naturf.Freunde Berlin 316-329

HEUSSER,H. 1956 Biotopansprüche und Verhalten gegenüber natürlichen und künstlichen Umweltveränderungen bei einheimischen Amphibien.
Vierteljahrsschr.d.Naturf.Ges.Zürich 1oo,189-21o

HEUSSER,H. 1958 a) Über die Beziehungen der Erdkröte zu ihrem Laichplatz I.
Behavior 12, 2o8-232

ders. 1958 b) Markierungen an Amphibien.
Vierteljahrsschr.d.Naturf.Ges.Zürich 1o3, 3o4-32o

ders. 196o Über die Beziehungen der Erdkröte zu ihrem Laichplatz II.
Behaviour 16, 93-1o9

ders. 1964 Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte, Bufo bufo L.
Mitt. Naturf.Ges.Schaffhausen,28, 1-12

JAMESON,D.L. 1957 Population structure and hominggresponse in the Pacific treefrog (Hyla regilla)
Copeia 1957, 221-228

JUNGFER,W. 1943 Beiträge zur Biologie der Erdkröte (Bufo bufo L.)
Z.Morph,Ökol.Tiere,4o,117-157

ders. 1951 Wie findet die Erdkröte ihre Laichgewässer?
Kosmos 47, H.3

Kramer,G. 1953 Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfinde, orientierung verwertet?
J.Orn.94, 2o1-219

ders. 1957 Experiments on bird orientation and their interpretation.
Ibis 99, 196

Kreh,W. 1938 Hat der Laubfrosch ein Ortsgedächnis?
Aus der Heimat, 51,28

KUIPER,H.N. 196o Tests concerning random points on a cicle.
Proc.Kon.Ned.Akad.Wetensch.Series A,63 (1 38 - 47

LINDENLAUB,E. 1955 Über das Heimfindevermögen von Säugetieren II.Versuche an Mäusen.
Z.f.Tierpsychol.12, 452-458

dies. 196o Neue Befunde über die Anfangsorientierung von Mäusen.
Z.F.Tierpsychol.17,555

MERKEL,F.W.u.FROMME,H.G. 1958 Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Rotkehlchen (Erithacus rubecula)
Naturw.45, 449

MÖHRES,F.P.u.zu OETTINGEN-SPIELBERG,T.1949
Versuche über die Nahorientierung und das Heimfindevermögen der Fledermäuse.
Verh.dtsch.zool.Ges. 248-252

MOORE,H.J. 1961 The seasonal Movement of Toad (Bufo bufo L.
Animal Behaviour 9, 235

NEUHAUS,W. 1949 Untersuchungen über die Richtungsorientierung bei Mäusen. Z.f.Tierpsychol. 6, 236-261

ders. 1950 Versuche über die Richtungsorientierung mit normalen und blinden Mäusen. Z.f.Tierpsychol. 7, 380-402

St.Paul, U.von 1958 Neue experimentelle Ergebnisse über die Fernorientierung der Tiere. Naturw. 45, 123

PERDECK,A.C. 1963 Does navigation without visual clues exist in Robins? Ardea, 51,91-104

PRECHT, H. 1956 Über das Heimfindevermögen von Möven. Naturw.43, 406

PRECHT,H.u.LINDENLAUB,E. 1954 Über das Heimfindevermögen von Säugetieren I Versuche an Katzen. Z.v.Tierpsychol.11,485-494

RÜHMEKOPF,E. 1958 Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Salientia. Z.Morph.Ökol.Tiere, 47, 1-53

SAUER,F. 1957 Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (Sylvia atricapilla, borin und curruca) Z.f.Tierpsychol.14, 29.70

ders. 1960 Star navigation of nocturnel migrating birds. Cold Spring Harb.Imp.Quant.Biol.25, 463-473

SCHMIDT-KOENIG,K.1961 Die Sonne als Kompaß im Heimorientierungssystem der Brieftaube. Z.f.Tierpsychol.18,221-224

ders. 1963 Neuere Aspekte über die Orientierungsleistungen von Brieftauben. Ergebn.Biol.26, 286-297

TWITTY,V.C. 1959 Migration and Speciation in Newts. Sciende 130, 1735-1743

ders. 1961 Experiments on homing behavior and speciation in Taricha.Vertebrata Speciation. Univ.Texas Symp. 415-459

TWITTY,V.C.,GRANT,D. and ANDERSON,O. 1964 Long distance homing in the newt Taricha rivularis. Proc.Nat.Acad.Sci.51,51-58

VOGELBERG,L.u.KRÜGER,F. 1951 Versuche über die Richtungsorientierung bei weißen Mäusen und Ratten. Z.f.Tierpsychol.8, 293-321

dies. 1952 Zur Frage des Vorkommens von Richtungstendenzen bei Nagetieren. Z.f.Tierpsychol. 9, 423

ABBILDUNGEN

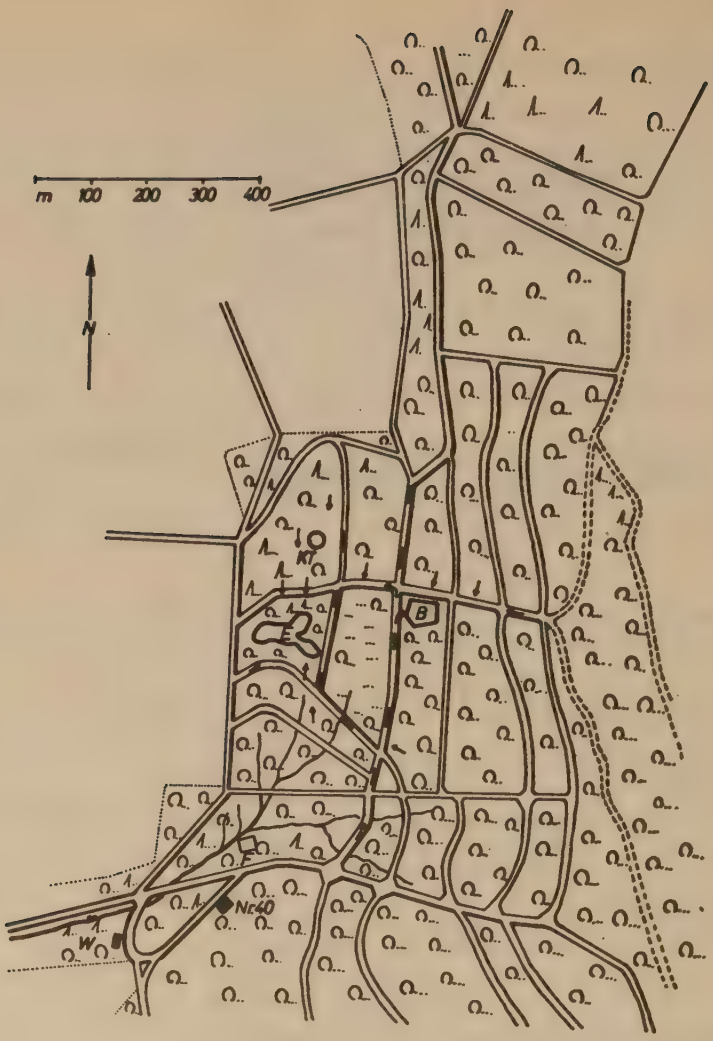


Abb. 1 Untersuchungsgebiet LIETH mit Laichplätzen der Erdkröte Bufo bufo L.

B - Laichplatz "Badeteich
E - Laichplatz "Ententeich"
F - Feuerlöschteich
KT- künstlicher Teich
W - Standort der Aktivitätswippen
Nr.4o - Gebäude Nr., Untersuchungen 1961
Pfeile - Hauptwanderrichtungen der Erdkröten

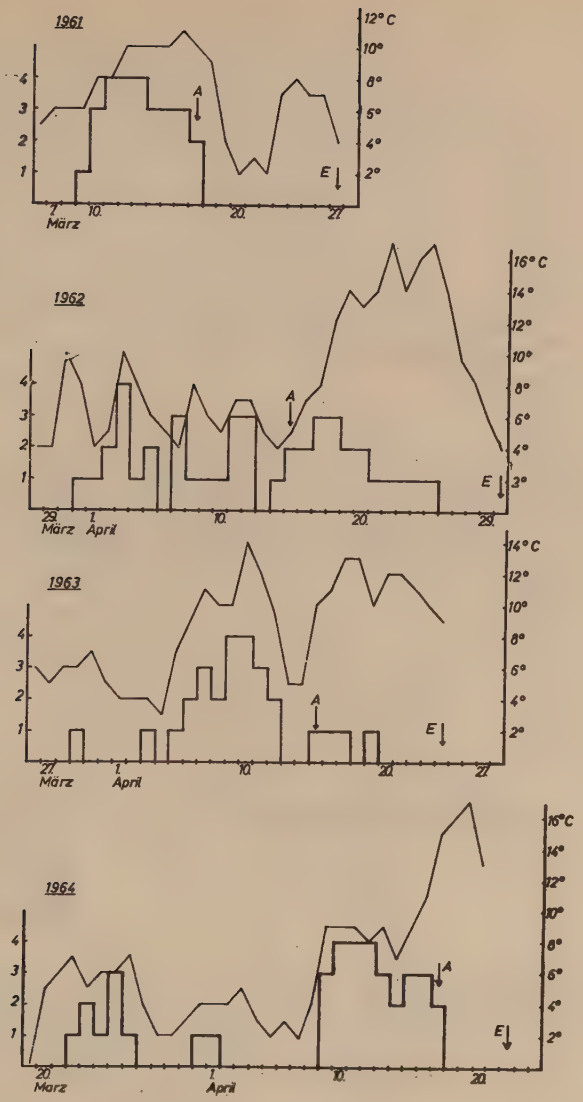


Abb.2 Laichwanderungen der Erdkröte (Blockdiagramm) in Abhängigkeit von der mittleren Tagestemperatur. Laichperioden 1961-64

A - Beginn der Abwanderung abgelaichter Erdkröten-Weibchen
E - Ende der Laichzeit

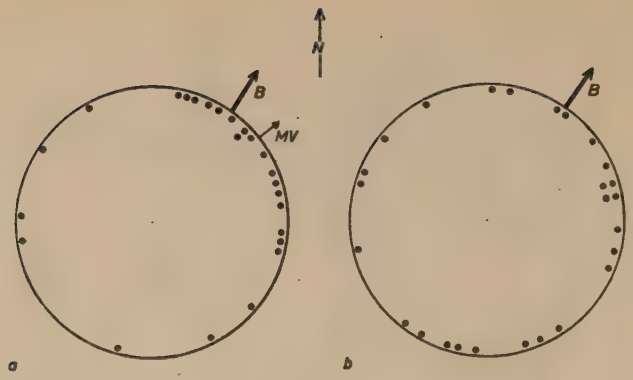


Abb.3 Richtungsläufe einzelner Erdkröten im abgeschlossenen Raum (Nr.4o)

B - Richtung des Laichplatzes "Badeteich"
MV-Mittlerer Vektor der Richtungsläufe

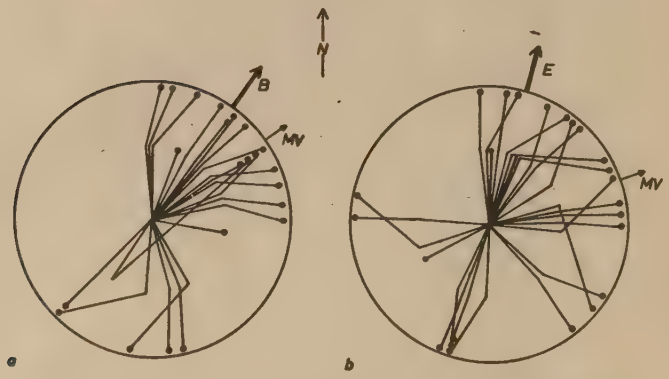


Abb.4 Richtungsläufe einzelner Erdkröten im abgeschlossenen Raum (Nr. 4o) mit zugehörigen Laufspuren

B - Richtung des Laichplatzes "Badeteich"
E - Richtung des Laichplatzes "Ententeich"
MV- Mittlerer Vektor der Richtungsläufe

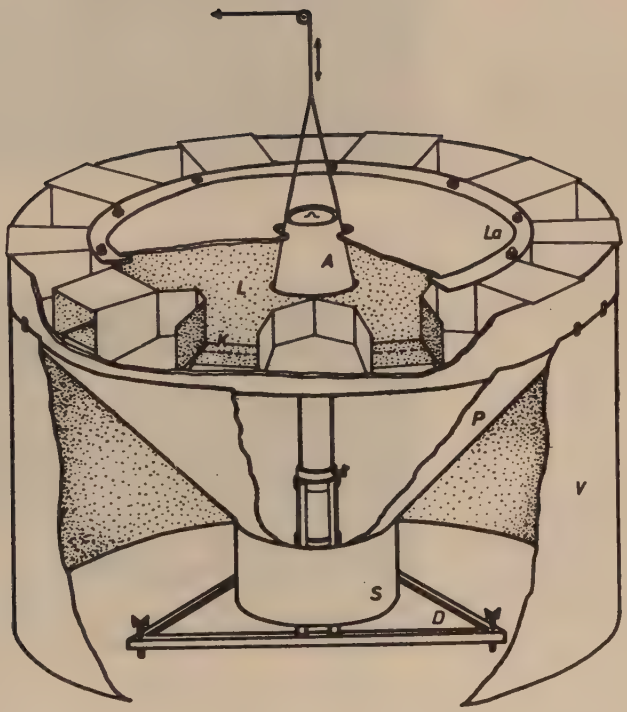


Abb.5 Schnittmodell der transportablen Versuchsapparatur zur Untersuchung der Richtungsorientierung laichwandernder Erdkröten.

A - hochziehbares Auflaßgefäß
D - Drehschemel
K - Kammer mit Klappenboden
L - Laufboden der Arena
La- Signallampe
P - Trichter aus PVC-Folie
S - Sammelgefäß
V - Verkleidung aus schwarzem Tuch

Abb.6

a) Versuchsapparatur auf der Pritsche des Lieferwagens TEMPO-WIKING montiert.

b) Versuchsapparatur auf der Ladefläche (Verkleidung entf.) Im Vordergrund r.: Registriergerät mit Zählrelais. 1964

c) Versuchsapparatur In der Mitte hochziehbares Auflaßgefäß; r. Ableitung der Klappenkontakte.

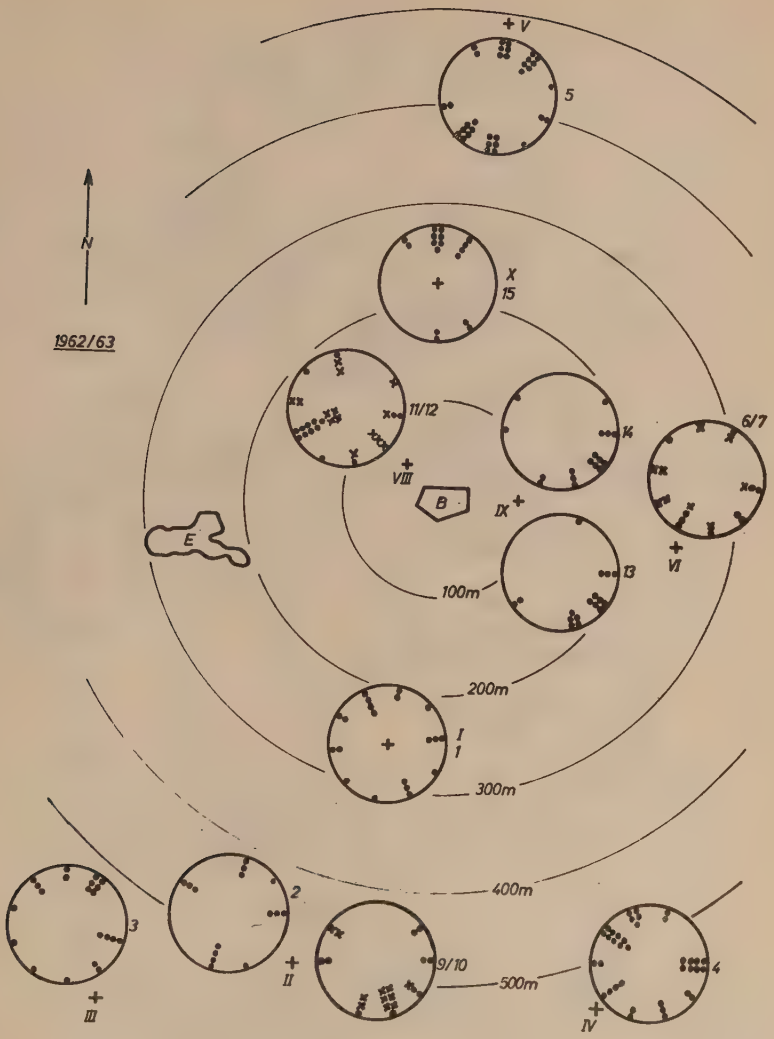


Abb.7 Richtungsläufe laichwandernder Erdkröten in der transportablen Versuchsarena.
LIETH, Laichperioden 1962-63

Laichplatz der Versuchstiere im "Badeteich"

Näheres siehe Text und Tab.II

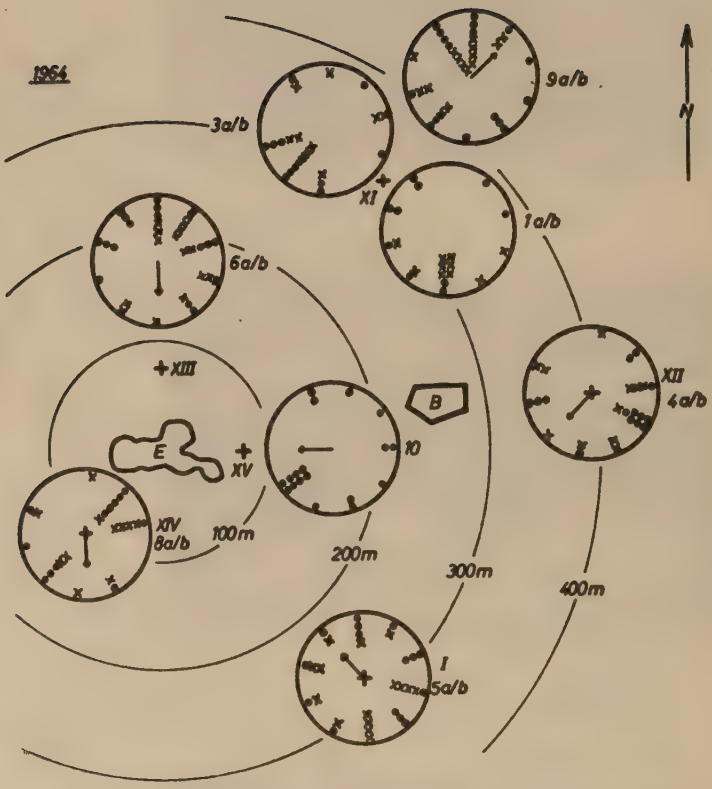


Abb.8 Richtungsläufe laichwandernder Erdkröten in der automatisch registrierenden Versuchsapparatur. LIETH, Laichperiode 1964

Laichplatz der Versuchstiere im "Ententeich"

Pfeile - ursprüngliche Wanderrichtung der Versuchstiere.

Näheres siehe Text und Tab.III

Abb.9 Summendiagramm aller Richtungsläufe, bezogen auf den Laichplatz.

Laichperioden 1962-63 - schwarzer Block
Laichperiode 1964 - weißer Block

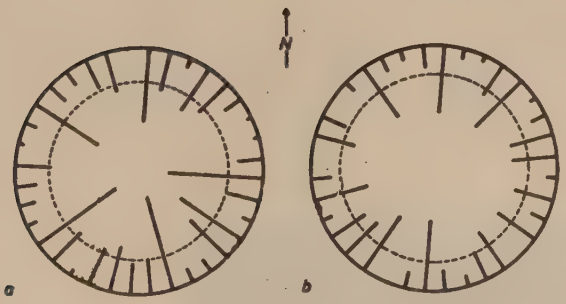


Abb.1o Summendiagramme aller Richtungsläufe, bezogen auf geographische Lage der Versuchsplätze.

a) Laichperioden 1962-63 "Badeteich"
b) Laichperiode 1964 "Ententeich"

Gestrichelter Kreis - Mittelwert bei reiner Zufallsverteilung

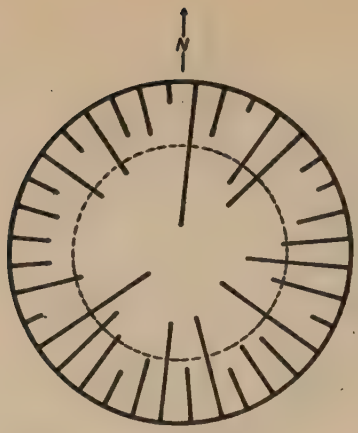


Abb.11 Summendiagramm aller Richtungsläufe (Abb.1o a/b) bezogen auf die geographische Lage der Versuchsplätze.

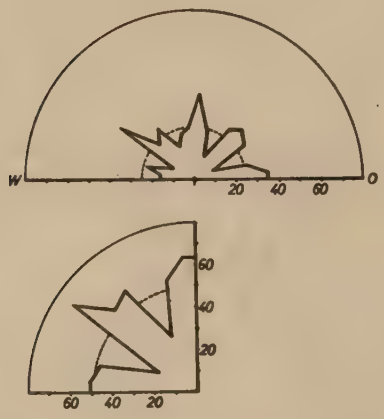


Abb.12 Summendiagramm aller Richtungsläufe.

a) Halbkreis
b) Viertelkreis

Erläuterung im Text

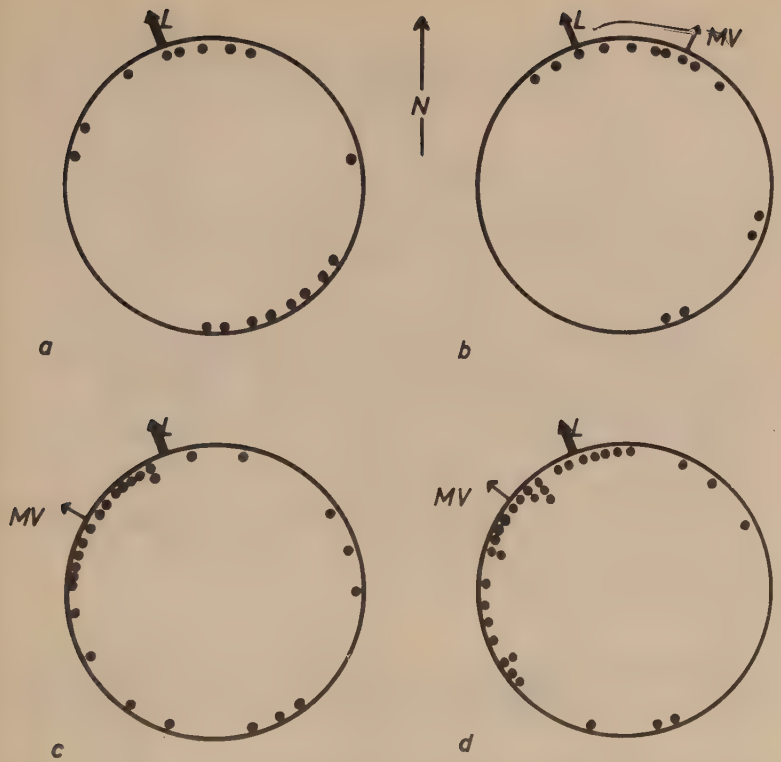


Abb.13 Richtungsläufe von laichwandernden Erdkröten auf dem flachen Dach des Zoologischen Institutes in Göttingen.

L - Laichplätze im LIETH (7,2 km Luftlinie)
MV- Mittlerer Vektor der Richtungsläufe

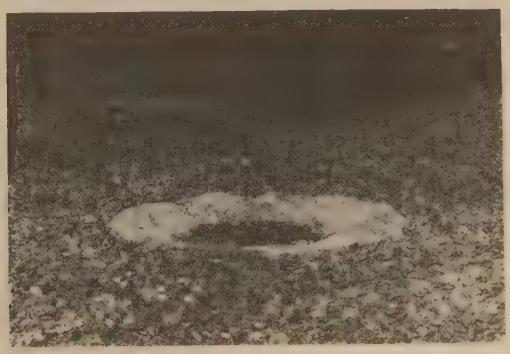


Abb.14 Künst.Teich 150 m nördlich "Ententeich"

LIETH, 1964

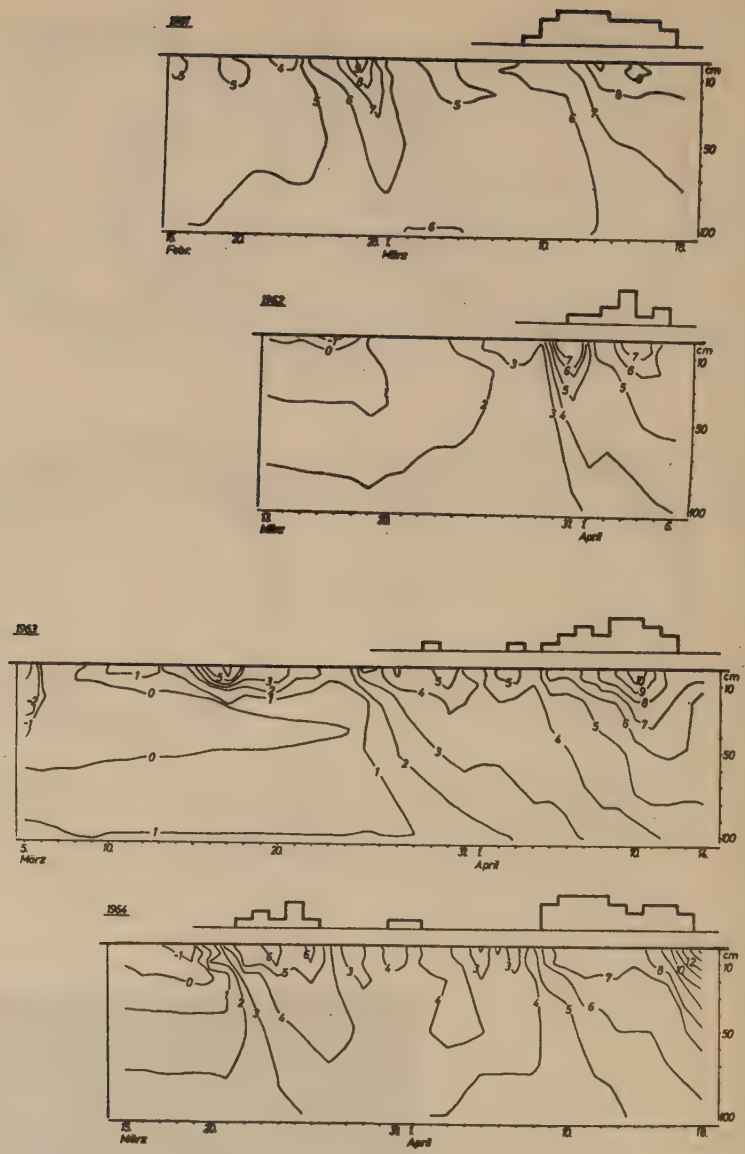


Abb.15 Einfluß der Bodentemperatur auf den Beginn der frühjährlichen Laichwanderung der Erdkröte. Laichperioden 1961-64

Blockdiagramme - Stärke der Wanderungen

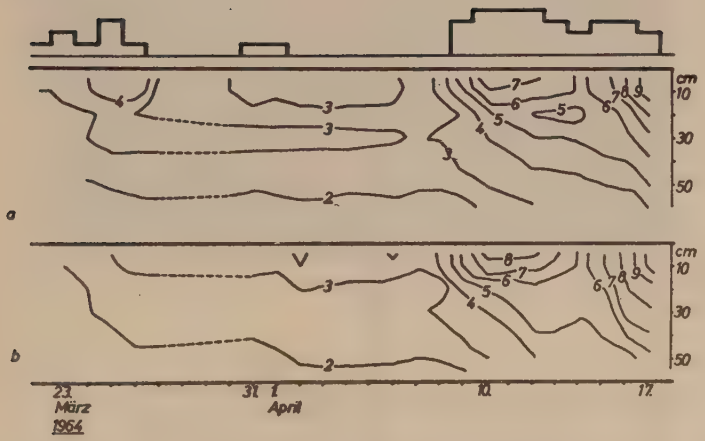


Abb.16 Bodentemperaturen im Untersuchungsgebiet LIETH, Laichperiode 1964

a) Waldboden
b) Unbewachsener Boden, Waldrand

28.-30.3. keine Bodentemperaturmessungen

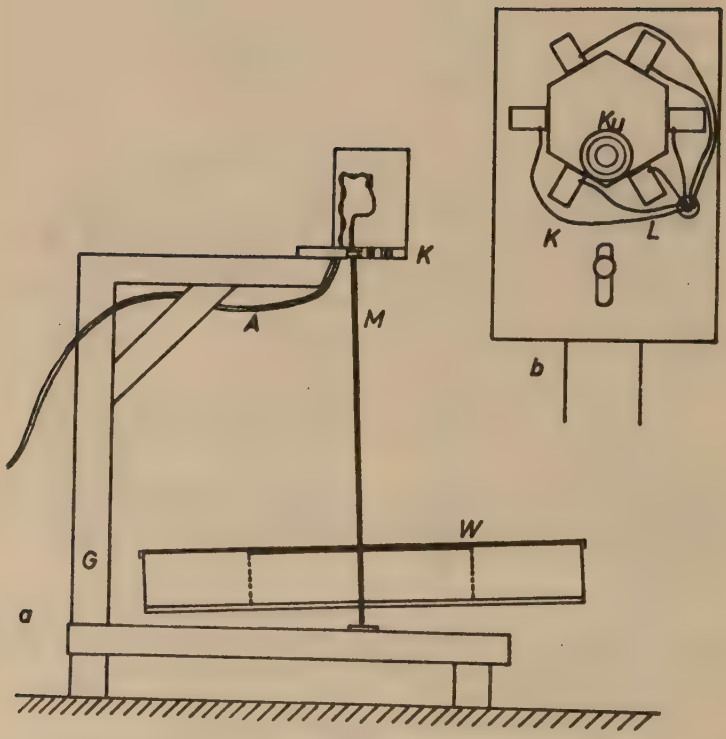


Abb.17 Aktivitätswippe

a) Seitenansicht
b) Kontaktplatte, Aufsicht

A - Ableitung, 7-polig
G - Gestell aus Holz
K - Kontaktplatte mit Schutzhaube aus Plexiglas
Ku- Kugellager
L - Ableitungen der einzelnen Kontakte
M - Mittelstab
W - Rundwippe mit radiären Innenkammern und Gazedeckel

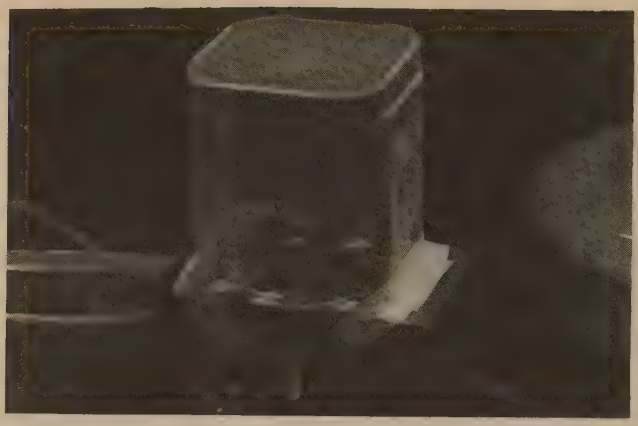
Erläuterung im Text

Abb.18

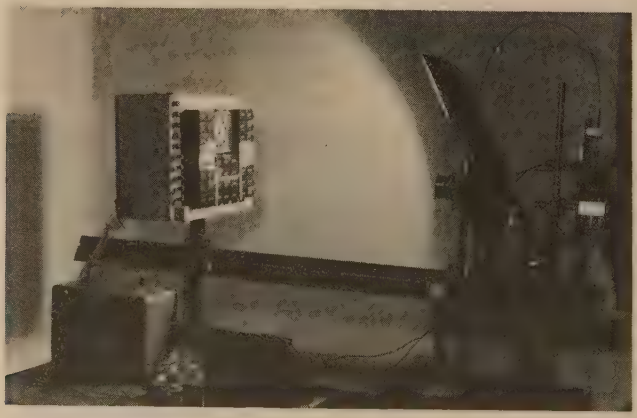
a) Aktivitätswippen im Versuch. Rechts Windabschirmung.

b) Aufstellung der 5 Aktivitätswippen im Untersuchungsgebiet LIETH (Standort W in Abb.1)
Blick nach Süden

Abb.18



c) Kontaktplatte mit Schutzhaube aus Plexiglas ein Aktivitätswippe



d) **Aktivitätsregistrierung**

links: Registriergerät mit Zählrelais und Zeituhr
rechts: ROBOT-STAR II Kamera mit Magnetauslöser und Elektronenblitzgerät
links vorne: Stromversorgung der Rundwippen und Zählrelais
vorne Mitte: Impulsgeber für Magnetauslöser (1/h)

Erläuterung im Text

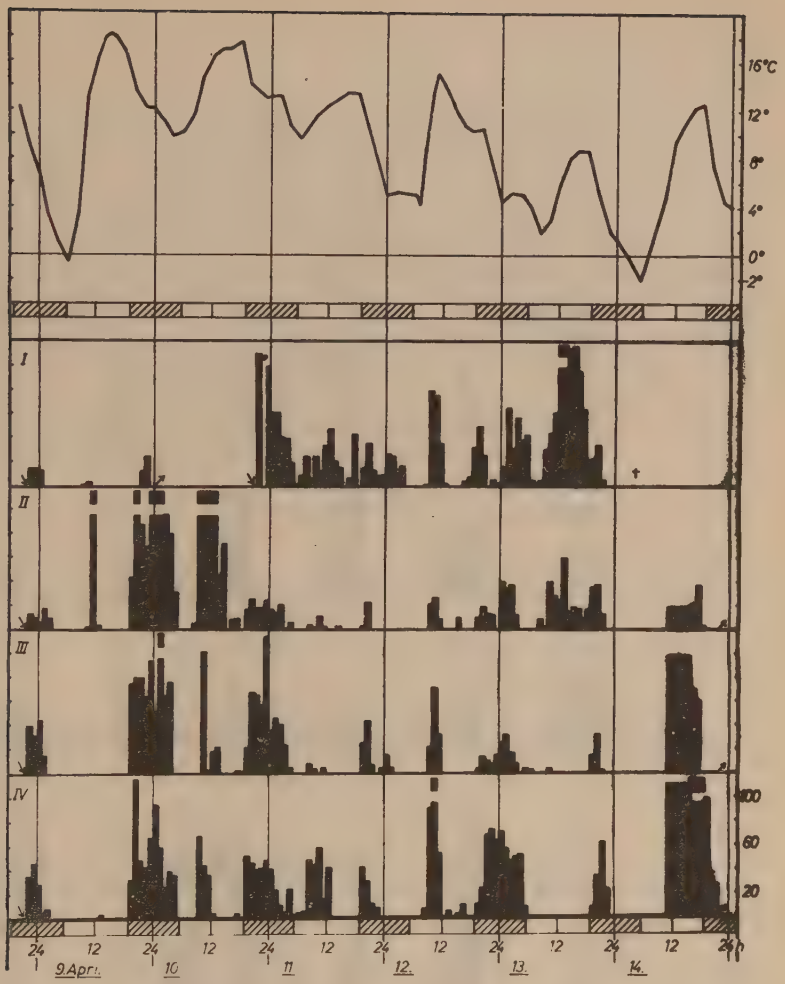


Abb.19 Einzelkurven locomotorischer Aktivität laichwandernder Erdkröten (LW-Tiere) unter normalen Freilandbedingungen, LIETH, 8.-14.4.1963

Obere Kurve: Temperaturverlauf
Schraffierte Zeiträume: Nacht, Zeit zwischen Sonnenuntergang und Sonnenaufgang
Ordinate: Anzahl der Impulse pro Stunde (Imp/h)
Unterbrochene Stundenblöcke: vergl. Tab.5

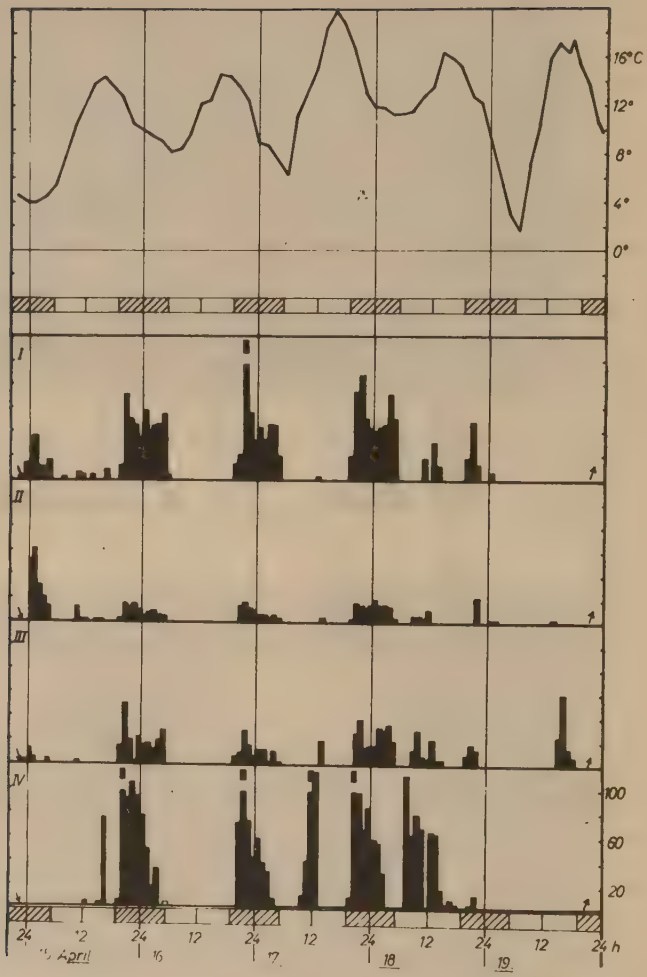


Abb.2o Einzelkurven locomotorischer Aktivität von Erdkröten, die ihren Laichplatz bereits erreicht haben (T-Tiere) unter normalen Freilandbedingungen. LIETH, 14.-19.4.1963

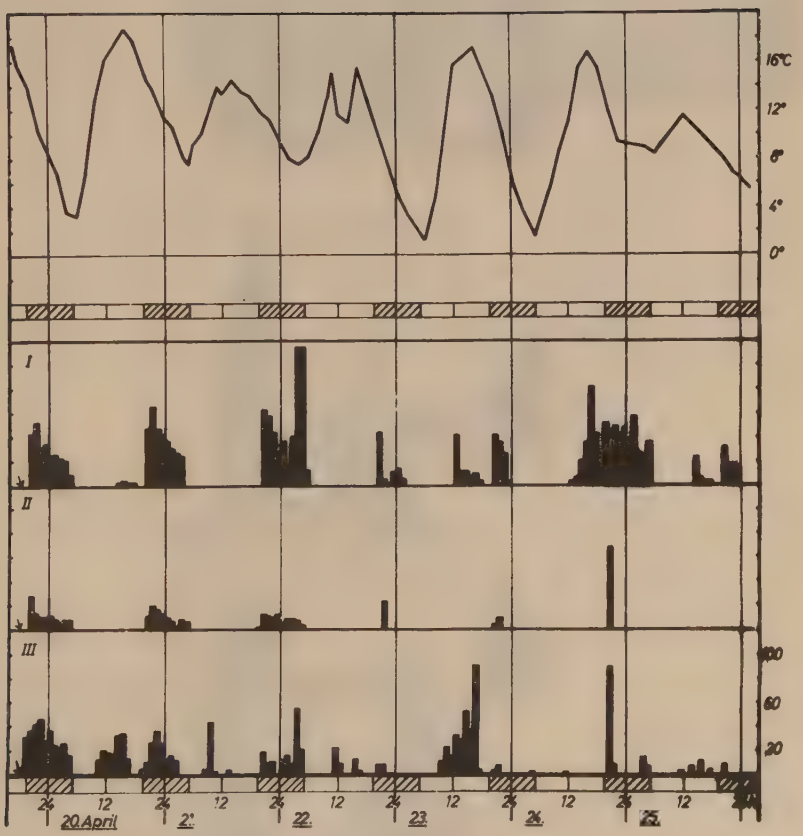


Abb.2: Einzelkurven locomotorischer Aktivität vom Laichplatz abwandernder Erdkröten (AW-Tiere) unter normalen Freilandbedingungen
LIETH, 19.-25.4.1963

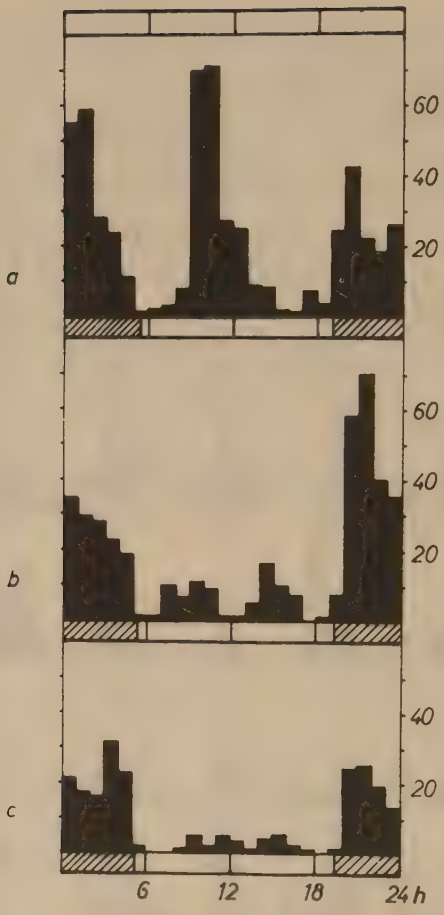


Abb.22 Summenkurven tagesperiodischer Aktivität der drei untersuchten Erdkröten-Gruppen

a) LW-Tiere
b) T -Tiere
c) AW-Tiere

Weitere Einzelheiten im Text

Abb.23
Aktivitäts-
wippen im al-
ten Tierstall
des Zoologi-
schen Institu-
tes Göttingen

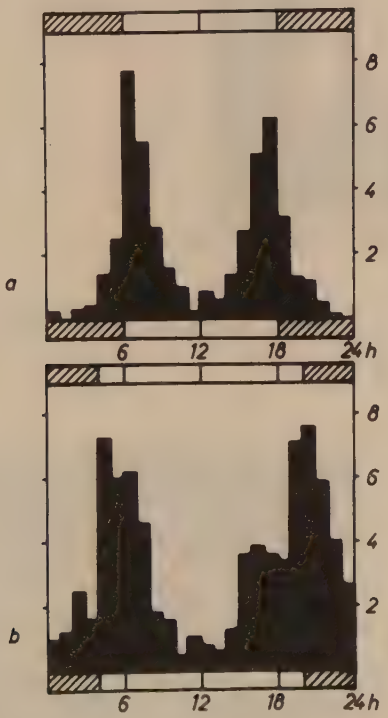


Abb.24 Summenkurven tagesperiodischer Aktivität von Erdkröten während des Sommers (Sommer-Tiere) unter konstanten Laborbedingungen.

a) Normaltag 12/12 h 11.-30.7.1963
b) Langtag 16/8 h 24.8.-3.9.1963

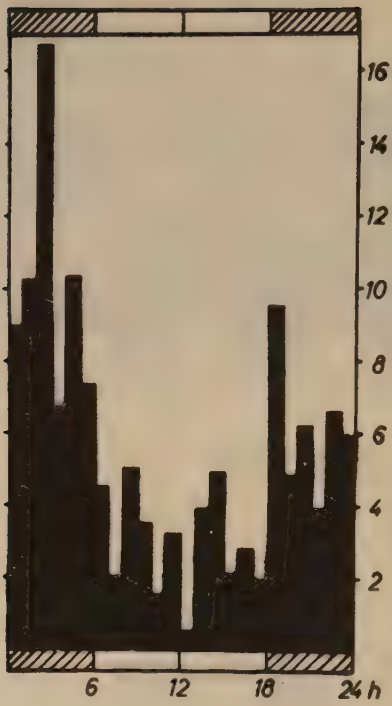


Abb.25 Summenkurve tagesperiodischer Aktivität laichwandernder Erdkröten (LW-Tiere) unter konstanten Laborbedingungen
Laichperiode 1964

Abb.26 Kaulquappenschwarm von Bufo bufo L. im "Ententeich" LIETH, Mai 1964

Lebenslauf

Helmut Kleinsteuber, geb. 13.9.1932 in Worms/Rh. in als Sohn des Kreisoberbaurates Dr.In. Hans Kleinsteuber und seiner Ehefrau Ilse Kleinsteuber, geb. Rüger.

Deutsche Staatsbürgerschaft

1936	Umzug von Worms nach Lemgo/Lippe
1939–43	Volksschule in Lemgo
1943–54	Staatl. math.-naturw. Gymnasium in Lemgo Abitur
1954	Immatrikulation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Georg-August-Universität in Göttingen. Studienfächer: Biologie, Geographie, Chemie und Völkerkunde
1962	Staatsexamen für das Höhere Lehramt in den Fächern Biologie, Geographie und Chemie
1962–63	Verwaltung einer wissenschaftlichen Assistentenstelle am I. Zoologischen Institut der Universität Göttingen.

Göttingen, den 29.9.1964